PALÄOBIOLOGIE DER CEPHALOPODEN

AUS DER GRUPPE DER DIBRANCHIATEN

VON

O. ABEL

MIT EINEM TITELBILD UND 100 FIGUREN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1916





Ostracoteuthis speciosa Münster aus dem lithographischen Schiefer von Eichstätt in Bayern. Original im k. k. Naturhistorischen Hofmuseum in Wien (Acqu.-Nr. 1898, VII, 1). — Ungefähr 1/2 nat. Gr. — Phot. Ing. F. Hafferl, 1916.

PALÄOBIOLOGIE DER CEPHALOPODEN

AUS DER GRUPPE DER DIBRANCHIATEN

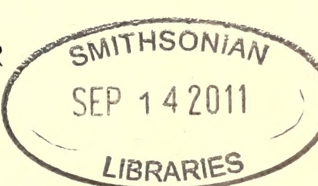
VON

O. ABEL

MIT EINEM TITELBILD UND 100 FIGUREN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1916



Vorwort.

Die Wurzeln der paläobiologischen Forschung liegen auf dem Gebiete der Wirbeltiere. Hier ist zuerst die Abhängigkeit der Körperform und der verschiedenen Spezialisationen einzelner Organe von der Lebensweise klar erkannt und dieser kausale Zusammenhang in seinen Einzelheiten näher erforscht worden.

Die Forschungsmethode der ethologischen Analyse wurde jedoch bisher nur in sehr beschränktem Maße auf die Erforschung der fossilen Evertebraten übertragen. Wir sind daher noch weit davon entfernt, die gesetzmäßigen Anpassungen an die Bewegungsart, an den Aufenthaltsort und an die Nahrungsweise bei den wirbellosen Tieren in dem gleichen Grade wie bei den Wirbeltieren übersehen und in ihrer allgemeinen Bedeutung erfassen zu können.

Verschiedene Versuche, die Grundsätze der paläobiologischen Forschungsmethode auch auf die Evertebraten zu übertragen, haben uns jedoch gerade in der letzten Zeit die Erkenntnis gebracht, daß auch auf diesem Gebiete viele noch ungelöste Probleme der Klärung zugeführt werden können und daß auch hier der paläobiologischen Forschung noch weite Gebiete offen stehen.

Von diesen Erwägungen ausgehend, habe ich mich dazu entschlossen, die ethologische Analyse einer größeren Gruppe aus dem Bereiche der Evertebraten in Angriff zu nehmen und zu diesem Zwecke die fossilen Dibranchiaten mit besonderer Berücksichtigung der Belemniten gewählt.

In derselben Weise beabsichtige ich auch die übrigen Gruppen der fossilen Evertebraten nach paläobiologischen Gesichtspunkten durchzuarbeiten, um seinerzeit den Versuch wagen zu können, die Ergebnisse dieser Untersuchungen in Gestalt einer „Paläobiologie der Wirbellosen" zusammenzufassen. Das Interesse, das sich von Tag zu Tag für die Lösungsversuche paläobiologischer Probleme steigert, berechtigt zu der Hoffnung, daß in nicht zu ferner Zeit

die wissenschaftlichen Voraussetzungen für einen derartigen Versuch gegeben sein werden.

Für die Lösung des Belemnitenproblems war die mathematische Berechnung des Gewichtsverhältnisses des Rostrums zum gaserfüllten Phragmokon erforderlich. Mein Freund Ing. Franz Hafferl hat auf meine Bitte diese Untersuchung übernommen und mir seine Ergebnisse zur Verfügung gestellt, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen wärmsten Dank sage.

Von besonderem Werte war es für mich, die reichen Sammlungen des k. k. Naturhistorischen Hofmuseums in Wien bei meinen Studien benützen zu können. Die Herren Kustos Dr. R. Sturany, Abteilungsleiter Dr. F. X. Schaffer und Dr. F. Trauth haben mir in zuvorkommendster Weise die Benützung der Sammlungen rezenter und fossiler Dibranchiaten gestattet und mich bei dem Durchsuchen der Reservesammlung in liebenswürdigster Weise unterstützt, wofür ich ihnen zu wärmstem Danke verpflichtet bin. Ferner danke ich auf das Verbindlichste Herrn Prof. Dr. G. Pfeffer in Hamburg und meinem verehrten Freunde, Prof. Dr. C. I. Cori in Triest für die Beantwortung verschiedener, die Lebensweise rezenter Dibranchiaten betreffender Fragen.

Trotz der vielfachen Schwierigkeiten infolge der Kriegszeiten konnte der Druck dieses Buches schon vier Monate nach Vollendung des Manuskriptes zum Abschlusse gebracht werden. Für das weitgehende Entgegenkommen, das mir mein Verleger, Herr Gustav Fischer, auch diesmal bewies, schulde ich ihm aufrichtigen Dank.

Wien, am 6. Mai 1916.

O. Abel.

Inhaltsverzeichnis.

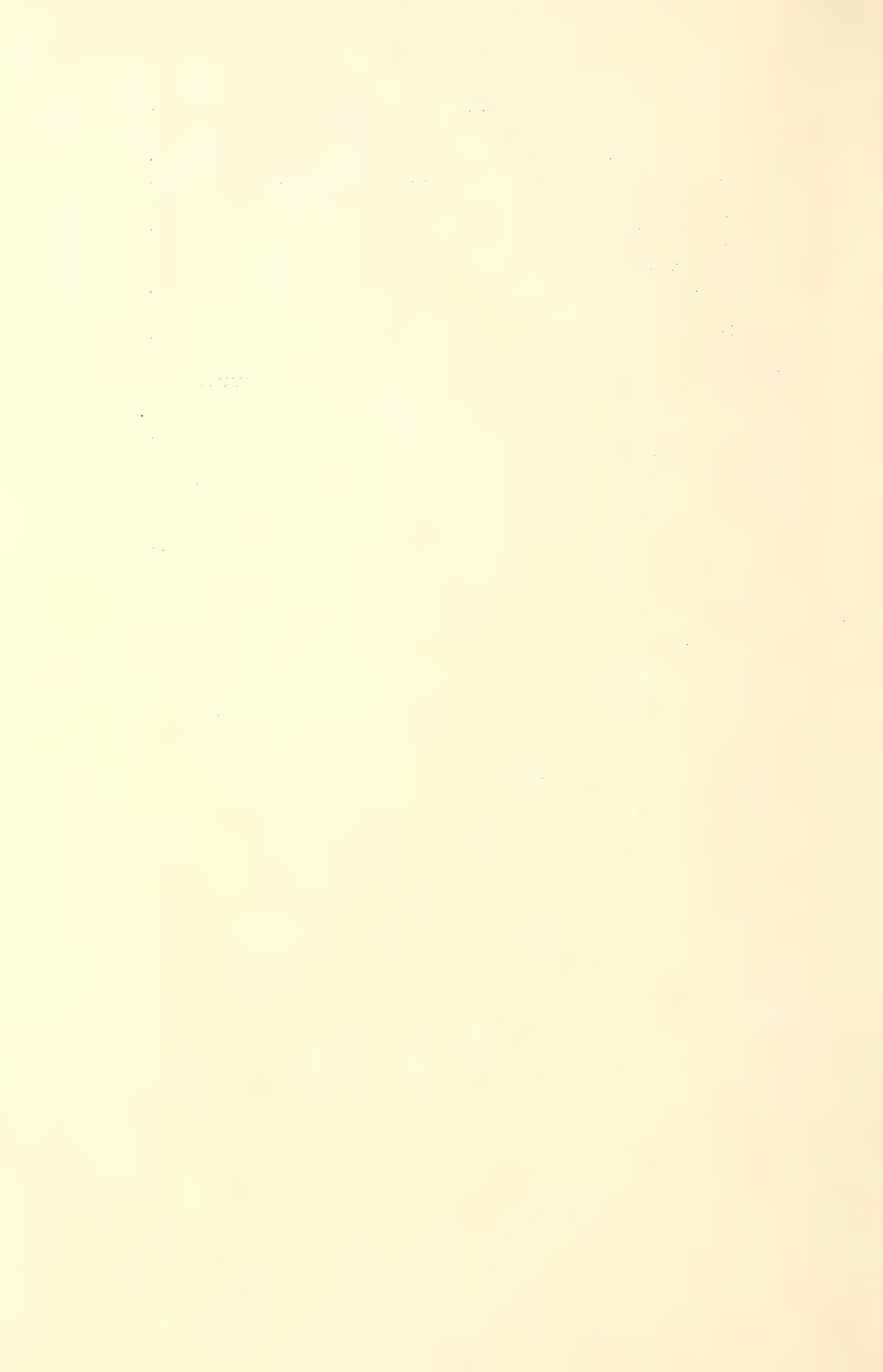
Seite

Einleitung.

Die Lebensweise der lebenden Dibranchiaten

Die Lebensweise der fossilen Dibranchiaten.

Die phylogenetische Bedeutung der Armzahl der Dibranchiaten.



Einleitung.

Die Frage nach der Lebensweise der Belemniten und nach ihren Anpassungen an die Bewegungsart, die Nahrungsweise und an den Aufenthaltsort ist zwar schon zu wiederholten Malen aufgeworfen, aber niemals so erschöpfend behandelt worden, daß ein überzeugender Beweis für die eine oder andere Hypothese von der Lebensweise der Belemniten erbracht werden konnte. Schon Férussac und d'Orbigny haben die Belemniten für nektonische Tiere gehalten und diese Ansicht ist immer die herrschende geblieben. Erst O. Jaekel trat 1902 dieser Anschauung entgegen und stellte die Behauptung auf, daß die Belemniten sessile Bodenbewohner gewesen seien. Schon in den Diskussionen über diese „Thesen" Jaekels erhob sich vielfacher Widerspruch gegen diese Anschauungen; namentlich H. Menzel und M. Blanckenhorn bekämpften die neue Hypothese von der sessilen Lebensweise der Belemniten. Später haben u. a. J. Walther, E. von Stromer, E. Fraas, J. F. Pompeckj, W. Deecke und zuletzt J. von Pia zu dieser Frage Stellung genommen, ohne daß es jedoch gelungen wäre, einer der bisherigen verschiedenen Hypothesen zum entscheidenden Durchbruche zu verhelfen.

Obwohl eine ganze Reihe von Argumenten für und gegen die verschiedenen Hypothesen ins Treffen geführt wurde, so ist doch merkwürdigerweise der einzige Weg, der zur Lösung des Problems führen kann, nicht eingeschlagen worden: eine sorgfältige ethologische Analyse der verschiedenen Anpassungen der lebenden Dibranchiaten an die Bewegungsart, den Aufenthaltsort und die Nahrungsweise.

Ebensowenig ist bisher der Versuch unternommen worden, die hydrostatische Funktion des Phragmokons und dessen Verhältnis zum Rostrum auf mathematischem Wege festzustellen, obwohl diese Berechnung sehr einfach, und ihr Ergebnis für die Beurteilung des spezifischen Gewichtes des Belemnitentieres, seiner Schwimmfähigkeit, seines wahrscheinlichen Aufenthaltsortes, der

Stellung seiner Körperachse und seiner Bewegungsart von entscheidender Bedeutung ist.

Ferner hat man bisher ganz übersehen, daß in dem Sammelbegriff „Belemniten" zwei Stämme mit ganz verschiedener embryonaler Entwicklung vereinigt worden sind. Obwohl schon F. A. Quenstedt auf die verschiedene Form der „Anwachsschichten" der Belemnitenrostren aufmerksam gemacht und bei verschiedenen Arten die eigentümliche Gestalt der keulenförmigen Jugendformen hervorgehoben hat, so ist doch merkwürdigerweise das Studium der embryonalen Entwicklung bei den Belemniten fast vollständig vernachlässigt worden. Erst E. Stolley hat in den letzten Jahren die embryonale Entwicklung der Kreidebelemniten genauer untersucht und dabei sehr beachtenswerte Tatsachen festgestellt. Auch E. Stolley hat jedoch übersehen, daß die embryonale Entwicklung der von ihm näher untersuchten Formen von jener einer großen Zahl anderer Belemniten vollständig abweicht und daß diese Unterschiede so tiefgreifend sind, daß wir zu einer scharfen Unterscheidung der Belemniten in zwei Stämme gezwungen werden, für welche ich die neuen Bezeichnungen Conirostridae und Clavirostridae in Vorschlag bringe.

Überhaupt ist bisher der morphologische Begriff des „Rostrums" ziemlich weit gefaßt worden. Allgemein wird z. B. das „Rostrum" von Spirulirostra, Belosepia, Sepia usw. als ein morphologisches Äquivalent des Belemnitenrostrums betrachtet, obwohl dies nicht der Fall ist; man ist auch an die Vorstellung gewöhnt, daß der Dorn des Sepienschulps ein rudimentäres Belemnitenrostrum darstellt, während es sich um eine orimentäre[1]), d. h. neuentstehende Bildung handelt, die dem Stamme der Sepien eigentümlich ist.

Obwohl die hier gestreiften Probleme teils morphologischer, teils ontogenetischer und teils phylogenetischer Natur sind, so hängen sie doch auf das engste mit der Frage nach der Funktion des Rostrums und überhaupt mit der Frage nach der Lebensweise und den Anpassungen an dieselbe zusammen.

Bei den bisherigen Versuchen einer systematischen Gruppierung der Belemniten ist aber bisher auf die Frage nach der Funktion der Rostren keine Rücksicht genommen worden.

---

1) O. Abel: Orimente und Rudimente. Mitteil. d. naturwiss. Vereins an der Universität Wien, XII. Jahrg., 1914, p. 79.

Aus diesem Grunde steht die Systematik der Belemniten noch auf einer sehr primitiven Stufe. Erst wenn durch die ethologische Analyse Klarheit darüber geschaffen worden sein wird, welche Ähnlichkeiten auf Bauverwandtschaft und welche auf bloßer Formverwandtschaft beruhen, kann an eine systematische Gruppierung herangetreten werden, welche die verwandtschaftlichen, bzw. stammesgeschichtlichen Beziehungen zum Ausdruck bringen soll.

So haben mich meine paläobiologischen Studien über die Belemniten zu dem unerwarteten Ergebnisse geführt, daß die phylogenetischen Beziehungen zwischen den einzelnen Gruppen der Dibranchiaten ganz andere sind als jene, die wir bisher für richtig gehalten hatten. Eine erschöpfende Darlegung und Verfolgung dieser phylogenetischen Fragen wäre aber über den Rahmen der Aufgabe, die ich mir gestellt hatte, weit hinausgegangen. Daher habe ich mich darauf beschränkt, neben der Beweisführung über die Lebensweise der fossilen Dibranchiaten nur die wichtigsten Gesichtspunkte darzulegen, die bei einer Revision der Dibranchiaten in morphologischer, phylogenetischer und systematischer Hinsicht nicht mehr außer acht gelassen werden dürfen. Wir sind heute noch weit davon entfernt, in allen diesen Fragen klar zu sehen und es wird noch vieler Arbeit bedürfen, um die Cephalopodenforschung nach den angedeuteten Richtungen hin weiter auszubauen.

Die Lebensweise der lebenden Dibranchiaten.

I. Allgemeine Vorbemerkungen.

Schon zu der Zeit, da Férussac und d'Orbigny ihre große Monographie über die „Céphalopodes acétabulifères" verfaßten, war eine Fülle verschiedener Dibranchiatenformen bekannt; seitdem jedoch zahlreiche Expeditionen ausgezogen sind, die mit immer steigender Vervollkommnung der Fangapparate die Meerestiefen durchforschten, ist unsere Kenntnis von den pelagischen und namentlich von den bathypelagischen Dibranchiaten in außerordentlichem Maße gefördert worden. Fast jede der in den letzten Jahrzehnten ausgegangenen Tiefsee-Expeditionen hat uns wieder neue Typen kennen gelehrt und wenn wir auch heute jedenfalls erst nur einen verschwindend kleinen Bruchteil aller jener Formen kennen, welche in unendlichen Mengen die Meerestiefen bevölkern, so lassen sich doch schon jetzt gewisse Gesetzmäßigkeiten feststellen, welche zwischen den sehr verschiedenen Körperformen der Dibranchiaten und ihrer Lebensweise bestehen.

Die Ermittlung der Lebensweise fossiler Tiere kann im wesentlichen nur auf dem Wege von Analogieschlüssen erfolgen. So wie die Paläobiologie der Wirbeltiere auf der eingehenden Kenntnis der Lebensweise und der Anpassung an dieselbe bei den lebenden Formen aufgebaut sein muß, um eine wissenschaftliche Methode an die Stelle unwissenschaftlicher Spekulation zu setzen, so haben wir auch bei den wirbellosen Tieren nur dann Aussicht auf eine wissenschaftlich begründete Feststellung der Lebensbedingungen und der Lebensgewohnheiten der fossilen Formen, wenn diesbezügliche Analogieschlüsse auf dem Fundamente ethologischer Untersuchungen bei den lebenden Arten ruhen.

Daß bei den Wirbeltieren eine gesetzmäßige Beziehung zwischen der allgemeinen Körperform einerseits und der Bewegungsart sowie dem Aufenthaltsorte anderseits besteht, ist eine gesicherte Er-

kenntnis. Ebenso sicher ist aber auch die Geltung dieses Gesetzes für das große Heer der wirbellosen Tiere und wenn heute in vielen Fragen über die Lebensweise ausgestorbener Evertebraten noch erhebliche Meinungsunterschiede unter den Paläontologen bestehen, so liegt dieser Zustand vielleicht nicht so sehr an der Unlösbarkeit derartiger Fragen, sondern daran, daß bisher bei den Versuchen, die Lebensweise der fossilen Evertebraten zu enträtseln, viel zu wenig die Anpassungen der lebenden Formen analytisch untersucht worden sind.

Der Paläozoologe sieht sich häufig großen Schwierigkeiten gegenüber, wenn er daran geht, die Lebensweise und die Anpassungen der lebenden Formen zur Grundlage seiner Untersuchungen über die Lebensweise der fossilen Formen zu machen. Sehr viele Zoologen sind auch heute noch der Meinung, daß rein ethologische Fragen nicht in den Bereich der sogenannten „wissenschaftlichen" Zoologie gehören und nehmen daher von derartigen Problemen entweder gar keine oder doch höchstens nur ganz gelegentlich Notiz. Den Ausdruck dieser Anschauungen finden wir z. B. in dem bekannten Neapler Jahresbericht verkörpert.

Aus diesem Grunde begegnen wir auch nur sehr selten exakten Untersuchungen über ethologische Probleme, welche lebende Formen betreffen. Aber auch dann sehen wir die Grundsätze der analytischen Methode nur ausnahmsweise angewendet; daher muß der Paläozoologe in den meisten Fällen die Grundlage für paläobiologische Untersuchungen erst selbst schaffen, indem er das für seine Fragestellung notwendige Beweismaterial zusammentragen, sichten und analysieren muß, um auf den Ergebnissen dieser Untersuchungen weiter aufbauen zu können.

Wenn wir also aus der Körperform der Belemniten einen Schluß auf ihre Lebensweise ziehen wollen, so müssen wir zuerst unter den lebenden Cephalopoden nach ähnlichen oder eventuell gleichartigen Körperformen Umschau halten und die Lebensweise dieser lebenden Arten mit gleichsinnigen Anpassungserscheinungen feststellen.

Obwohl gerade in der letzten Zeit die beiden prächtigen und grundlegenden Monographien der lebenden Oegopsiden von C. Chun und G. Pfeffer erschienen sind, von denen die letztere eine umfassende und kritische Darstellung aller bisherigen Forschungsergebnisse über die Oegopsiden enthält, so besteht doch in diesen Kenntnissen insofern eine für unsere paläobiologischen Unter-

suchungen empfindliche Lücke, als bis heute eine analytische Darstellung der Körperformen der lebenden Oegopsiden ebenso fehlt wie eine kritische Besprechung der verschiedenen Bewegungsarten, der Nahrungsweise und des sehr verschiedenen Aufenthaltsortes. Freilich sind auch bei den lebenden Dibranchiaten diese Fragen zum großen Teile noch in Dunkel gehüllt, da wir von den meisten holozänen Cephalopodenarten nur die Leichen und nur sehr selten auch das lebende Tier zur Untersuchung erhalten; nur in überaus seltenen Fällen konnten am lebenden Tiere Beobachtungen über die Bewegungsart angestellt werden.

Wir sind also über die lebenden Dibranchiaten zwar in anatomischer Hinsicht gut unterrichtet, wissen aber verhältnismäßig wenig über ihre Lebensweise. Dieser Mangel muß bei dem Versuche, auf der Lebensweise und den Anpassungen der lebenden Dibranchiaten eine paläobiologische Untersuchung der Belemniten aufzubauen, zuerst entmutigend wirken; dazu kommt, daß so manche Angaben über den Lebensraum bestimmter Arten, wie sie sich z. B. in der Monographie von G. Jatta über die Cephalopoden des Golfes von Neapel finden, irrtümlich sind und somit eine kritische Sichtung der wenigen vorhandenen Daten notwendig wird.

Es gibt aber trotz dieser Schwierigkeiten einen Weg, um zu einer Übersicht der verschiedenen Anpassungen der lebenden Dibranchiaten an bestimmte Existenzbedingungen zu gelangen. Dieser Weg ist die ethologische Analyse der lebenden Dibranchiaten, die bisher noch nicht durchgeführt worden ist.

Der erste Versuch, die Körperformen der lebenden Dibranchiaten mit der Bewegungsart und dem Aufenthaltsort in Beziehung zu bringen, ist von Férussac und d'Orbigny in ihrer großen „Histoire naturelle des Céphalopodes acétabulifères, vivants et fossiles" unternommen worden, in derselben Abhandlung, in der zum ersten Male die Bewegungsart der Belemniten zur Sprache gebracht wurde. Seit 70 Jahren ist jedoch der Versuch nicht mehr in dieser Form erneuert worden.

Eine wichtige Feststellung verdanken wir erst wieder G. Pfeffer, der ausdrücklich hervorhob, daß bei der Beurteilung des Aufenthaltsortes der lebenden Oegopsiden (der gleiche Grundsatz ist übrigens auf alle Cephalopoden anzuwenden) nicht die Angabe entscheidend sei, bis zu welcher Tiefe die betreffenden Fangnetze hinabgelassen worden sind, außer in den wenigen Fällen exakter Schließnetzfänge, sondern daß für die Beurteilung der Meerestiefen, in

welchen eine Cephalopodenart heimisch ist, vor allem diefleischige oder gallertig-häutige Konsistenz des Körpers in Betracht kommen muß; außerdem bilden nach G. Pfeffer der verschiedene Grad der Durchsichtigkeit des Körpers, das Vorhandensein von Leuchtorganen und die Körperfärbung sehr wertvolle Anhaltspunkte zur Feststellung der Tiefe, welche den normalen Lebensraum der betreffenden Arten darstellt. Die abyssalen Dibranchiaten besitzen entweder leuchtend purpurrote oder purpurviolette Chromatophoren oder sie sind fast ganz farblos mit sehr zarten Farbentönen.

Haben wir also auf diese Weise die Möglichkeit gewonnen, die Meerestiefe wenigstens annähernd festzustellen, in welcher die rezenten Cephalopoden leben, so reichen die erwähnten Merkmale noch nicht aus, um auch die Bewegungsart dieser Formen zu ermitteln.

Die direkte Beobachtung kann uns fast nur über die Bewegungsart der littoralen Formen unmittelbare Aufschlüsse bringen; nur sehr selten können abyssale Formen solange am Leben erhalten werden, daß ihre Bewegungsart festgestellt werden kann.

Trotzdem brauchen wir nicht auf die Ermittlung der Bewegungsart jener Formen, bei denen die direkte Beobachtung versagt, Verzicht zu leisten, da uns verschiedene Merkmale über diese Frage Aufschluß zu geben vermögen. Unter diesen Merkmalen steht die allgemeine Körperform an erster Stelle; ebenso wichtig ist die Ausbildung der terminalen oder der lateralen Flossen; dazu kommt die Ausbildung von ,,Schwimmsäumen" an den Armen oder die Vereinigung der Arme durch Hautsäume zu einem Armschirm und im Falle der Cirroteuthiden die Reduktion des Trichters, dem sonst bei den Cephalopoden die Hauptaufgabe der Lokomotion zufällt.

Eine ethologische Analyse der Körperformen der oegopsiden und myopsiden Cephalopoden ist seit Férussac und d'Orbigny nicht mehr versucht worden; seit dieser Zeit ist aber unsere Kenntnis von der Formenmannigfaltigkeit der Cephalopoden[1]), namentlich der Oegopsiden, enorm angewachsen, so daß die Grundlage derartiger Untersuchungen heute weitaus breiter ist und uns ermöglicht, einen viel klareren Einblick in die Beziehungen zwischen der Körperform und der Bewegungsart zu erhalten, als dies vor 70 Jahren

1) Nach einer mündlichen Mitteilung meines verehrten Freundes Kustos Dr. Rudolf Sturany ist die Zahl der bisher bekannten lebenden Cephalopoden-Arten auf rund 500 zu schätzen. G. Pfeffer gibt für die Oegopsiden eine Zahl von 130 lebenden Arten an.

möglich war. Vor allem aber haben uns die Analysen der Körperformen der wasserbewohnenden Wirbeltiere Kenntnisse von diesen Zusammenhängen vermittelt, die in früherer Zeit gefehlt haben, so daß wir heute auf einer erheblich erweiterten Basis an die Lösung dieses Problems herantreten können.

II. Die Bewegungsart der lebenden Dibranchiaten.

A. Besprechung einzelner Beispiele.

Über die Bewegungsart der lebenden Dibranchiaten liegen verhältnismäßig wenige Beobachtungen vor; dies ist dadurch bedingt, daß die meisten Arten leider erst in verendetem Zustand in die Hände der Zoologen gelangen, so daß wir nur von den häufigeren Arten etwas Näheres über ihre Bewegungsart erfahren können. Die wertvollsten Angaben über das Schwimmen der Dibranchiaten verdanken wir A. E. Verrill, welcher über Illex illecebrosus und Octopus arcticus sehr eingehende Miteilungen gemacht hat. Außerdem erfahren wir durch A. E. Verrill eine wichtige Beobachtung über die Funktion der großen Lateralflossen von Stoloteuthis leucoptera.

Zwei der häufigsten Dibranchiaten unserer Adria, Octopus vulgaris und Sepia officinalis, habe ich selbst zu wiederholten Malen im Aquarium beobachten können.

1. Die Bewegungsart von Octopus vulgaris.

Octopus vulgaris ist, wie die meisten Arten dieser Gattung, ein Charaktertier der Felsküste. Meist liegt das Tier in einer Felsspalte versteckt; geht es auf Nahrungssuche aus, so kriecht es langsam aus seinem Versteck hervor, richtet den Körper auf den sich streckenden Armen auf, wobei die Enden derselben eingerollt gehalten werden, wenn es auf Sandboden gelangt, und stelzt nun in dieser eigentümlichen Körperhaltung auf dem Meeresgrunde dahin[1]). Sucht ihm ein Beutetier, das er ins Auge gefaßt hat, etwa eine Krabbe,

---

1) „Les Poulpes sont mieux conformés pour la marche qu' aucun autre genre; leurs bras inférieurs, presque toujours les plus longs, leur facilitent beaucoup cet exercice; ils rampent sur le fond de la mer, en se servant de leurs bras comme de pieds.“ De Férussac et A. d'Orbigny: Histoire naturelle gén. et part. des Céphalopodes acétabulifères vivants et fossiles. Paris 1835—1840, Tome I, p. 48.

Herr Kollege C. I. Cori schreibt mir am 28. März 1915: „Im Quarnero, wo die Tiere nicht selten sind, sah ich mehrere Octopus vor dem langsam in Bewegung befindlichen Zugnetz regelrecht auf ihren Armen marschieren.“

durch eine rasche Bewegung zu entfliehen, so klappt er seinen Trichter in die der Fluchtrichtung der Krabbe entgegengesetzte Richtung um und stürzt sich mit weit ausgespreizten Fangarmen über sein Opfer, das ihm nur selten entrinnt. Wird der Octopus selbst angegriffen, so entflieht er rasch, indem er die Fangarme in gestreckter Haltung aneinanderlegt und rasch hintereinander einigemale aus dem Trichter Wasser ausstößt, dem dann eine Wolke schwarzer Tinte folgt, in der er verschwindet.

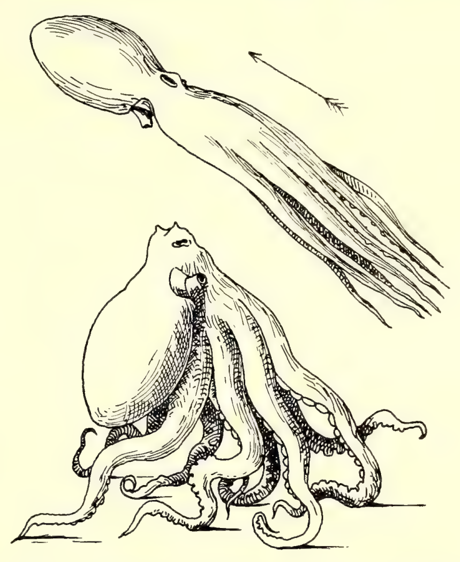


Fig. 1. Octopus vulgaris L. in Kriechstellung auf Sandboden (unten) und in Schwimmstellung in der Richtung nach hinten (oben). Beim Vorwärtsschwimmen ist der Trichter nach hinten umgeklappt und die Arme dicht aneinandergelegt. — Der Pfeil neben der oberen Figur bezeichnet die Fluchtrichtung. (Nach Merculiano, aus W. Th. Meyer, l. c., 1913; umgezeichnet.)

Wir haben also zwei verschiedene Bewegungsarten bei Octopus vulgaris zu unterscheiden: die vorwiegende, langsame Kriechbewegung, die nur mit Hilfe der Fang-

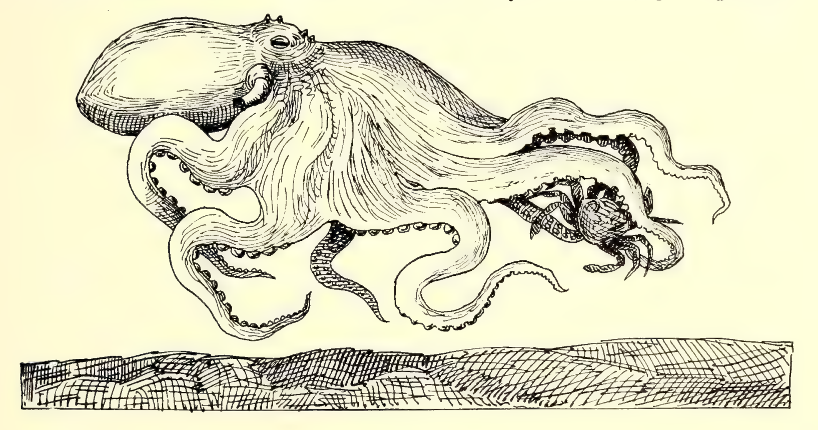


Fig. 2. Octopus spec., sich mit ausgebreiteten Armen über eine Krabbe stürzend. Der Trichter ist hierbei nach hinten umgeklappt. (Nach einer Zeichnung von Merculiano, aus F. Doflein [l. c., 1914, Fig. 101, p. 161]. — Abgeändert ist nur die Stellung des Trichters, die in der Zeichnung von Merculiano falsch ist, weil sich das Tier nach vorne über die Krabbe stürzt.)

arme erfolgt, und die gelegentliche, rasche Schwimmbewegung auf der Flucht, die durch ruckweises Ausstoßen des Wassers aus dem Trichter bewirkt wird, wobei das Tier in der Regel, aber nicht immer, nach rückwärts schwimmt.

2. Die Bewegungsart von Octopus arcticus.

Octopus arcticus ist einer der häufigsten Bewohner des Meeresbodens an der Nordostküste Nordamerikas zwischen Südkarolina und Neufundland in der Tiefe von 90 bis 900 m; er ist auch in der geringen Tiefe von 9 m angetroffen worden und geht anderseits bis in die Tiefsee hinab, wo er bei 1138 m gefangen wurde. Ein wichtiges Kennzeichen dieser Art ist die große Schwimmhaut, welche die Basis der acht Arme verbindet.

Wie A. E. Verrill[1]) am lebenden Tiere beobachten konnte, spielt diese Schwimmhaut bei der Fortbewegung eine wichtige Rolle. Das Tier kriecht nur selten, benützt aber dann seine Arme ebenso wie Octopus vulgaris. Hingegen wird das Schwimmen nicht allein durch das Ausstoßen des Wassers aus dem Trichter bewerkstelligt, sondern es tritt auch die Verbindungshaut der Arme als Hilfsmittel bei der Lokomotion hinzu. Die Arme werden beim Schwimmen abwechselnd gespreizt und geschlossen; das Schließen erfolgt sehr energisch und geschieht gleichzeitig mit dem Ausstoßen des Wassers aus dem Trichter.

Nach dem Schließen der Arme werden dieselben in gestreckter Haltung nach vorne gerichtet, so daß sie nicht als Bremse funktionieren können. Nimmt die Schnelligkeit der Bewegung allmählich ab, so werden die Arme wieder ausgespreizt, darauf kräftig geschlossen, und es erfolgt ein neuer Ausstoß aus dem Trichter, so daß die ganze Bewegung in eine Reihe von ruckweise erfolgenden Einzelstößen aufgelöst erscheint.

Das Tier vermag aber nicht nur nach rückwärts, sondern nach jeder beliebigen Richtung zu schwimmen. Will das Tier nach vorwärts schwimmen, so stellt es den Trichter nach unten und wendet dessen Mündung nach hinten, so daß die Bewegung nach vorwärts erfolgen muß. Hierbei kann natürlich das Armsegel nicht in Tätigkeit gesetzt werden und die Arme bleiben geschlossen, so

---

1) A. E. Verrill: The Cephalopods of the North-Eastern Coast of America. Part II: The smaller Cephalopods, including the „Squids" and the Octopi, with other allied Forms. Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences, Vol. V, New Haven 1881, p. 373.

daß sie nunmehr als Wellenbrecher das Wasser durchschneiden. Die Vorwärtsbewegung geschieht also bei Octopus arcticus in derselben Weise wie bei Sepia oder bei Loligo. Das Schwimmen nach links oder nach rechts wird gleichfalls durch ein entsprechendes Verstellen des Trichters bewirkt.

3. Die Bewegungsart von Sepia officinalis.

Der gemeine Tintenfisch (Sepia officinalis) ist zwar ein viel gewandteres Tier als Octopus vulgaris, aber er liegt doch meistens ruhig auf dem sandigen Grunde, den er bevorzugt. Nur während der Laichzeit sucht er die Zosterawiesen der Flachsee auf, während er den größten Teil des Jahres auf den tieferen Schlammgründen zubringt[1]). Liegen Sepien im Aquarium auf feinsandigem Boden, so kann man häufig beobachten, daß sie mit ihren Lateralsäumen den Sand aufwühlen und ihn über die Seiten des Körpers breiten; dies sowie der depressiforme Körper schützt die Tiere in Verbindung mit dem Anpassungsvermögen an die Farbe des Meeresgrundes ähnlich wie die Schollen vor Nachstellungen. Sehr selten kann man bei Sepia eine kriechende Fortbewegung beobachten; zuweilen heftet sie sich auch an Felsen an.

Der Besitz zweier langer Fangarme ermöglicht es den Tintenfischen, durch das plötzliche Vorwärtsschleudern derselben ihre Beute zu erhaschen, welche vorwiegend aus Fischen besteht.

Zu anderen Zeiten sieht man die Sepien ruhig im Wasser schweben oder langsam schwimmen, wobei ihre Lateralsäume in undulatorischer Bewegung stehen[2]). Ergreift jedoch eine Sepia vor einem Feinde die Flucht, so geschieht dies ebenso wie bei Octopus vulgaris durch ruckweise, sehr rasch aufeinanderfolgende Stöße aus dem Trichter und man kann sich hierbei davon überzeugen, daß der Tintenfisch ein weit geschickterer Schwimmer als Octopus ist. Auch der gemeine Tintenfisch vermag nicht nur nach rückwärts,

---

1) C. I. Cori: Der Naturfreund am Strande der Adria und des Mittelmeergebietes. Leipzig 1910, p. 54.

2) P. Fischer: Manuel de Conchyliologie et de Paléontologie conchyliologique etc. Paris 1887, p. 356.

„La station normale de la Seiche (Sepia officinalis) est la position horizontale; le corps est ainsi parfaitement équilibré et les nageoires ondulent doucement pour maintenir l'animal entre deux eaux.“

„Dans la natation modérée les nageoires ondulent doucement et l'animal se porte en avant ou en arrière. La natation rapide est rétrograde et les nageoires sont alors appliquées a la face ventrale du sac.“

sondern ebensogut nach vorwärts oder seitwärts zu schwimmen und bewerkstelligt dies gleichfalls durch entsprechendes Umstellen des Trichters; die vorherrschende Bewegungsrichtung ist jedoch die nach rückwärts. Stets sind beim raschen Schwimmen die Tentakeln in die Taschen zurückgezogen.

Nur während des ruhigen Schwebens tritt der seitliche Flossensaum in Funktion; will das Tier aufwärts steigen, so wird der Lateralsaum stärker nach abwärts als nach aufwärts geschlagen, während das Abwärtssteigen durch die entgegengesetzte Bewegung des Saumes erzielt wird[1]).

Eine sehr wichtige Beobachtung über die Lebensweise der jungen Sepia verdanken wir F. A. Bather. 1 bis 2 Tage nach dem Ausschlüpfen heftet sich die Larve mit der Bauchseite und dem ventralen Armpaar an feste Objekte an, kann aber auch schon zu dieser Zeit nach jeder beliebigen Richtung hin schwimmen[2]).

Daß sich auch erwachsene Sepien dann und wann an Felsen oder überhaupt an harten Untergrund mit der Bauchseite anpressen, habe ich selbst einigemale beobachten können. Daraus erklärt sich wohl, daß auch bei erwachsenen Individuen das ventrale Armpaar auf der Unterseite scheibenförmig abgeflacht ist, dagegen

---

1) W. Th. Meyer: Tintenfische mit besonderer Berücksichtigung von Sepia und Octopus. Leipzig 1913, p. 119.

2) F. A. Bather: The Habits of the young Sepia. The Journal of Malacology. London, Vol. IV, No. 2, June 29th, 1895, p. 33.

„For a day or two after its escape from the egg-capsule, the young Sepia officinalis attaches itself to the floor of the glass vivarium, or to other flat substances. The adhesion is effected by a definite area on the ventral surface of the body and of the postero-ventral arms, which area acts like a sucker, or in some ways like the foot of a gastropod.“

„The area has a distinct border not identical with the fins, but about one-third or half way between them and the median ventral line.“

„The terminal disc in Spirula, if, as some have supposed, it is really a disc of attachment, may possibly have been derived from some such juvenile sucking habit.“

„The young Sepia swims equally well in either direction by the thin transparent border of the mantle, which moves in sinous waves with great rapidity“ (p. 34).

„Only when considerably irritated does it shoot back by the expulsion of water from its funnel.“

„The two postero-ventral arms are very much larger than the others, perhaps three times as large. Next to them come the long arms, which partly lie in a small fold of the interbrachial membrane; they are the smallest pair. From them the arms increase in size, up to the antero-dorsal pair.“

oben schwach gewölbt erscheint und am Außenrande einen scharfen Kiel trägt.

4. Die Bewegungsart von Illex illecebrosus.

Nach A. E. Verrill[1]) ist Illex illecebrosus die häufigste Dekapodenart der Nordostküste Nordamerikas und erscheint zu gewissen Zeiten in ungeheuren Schwärmen in der Nähe der Küste.

Dieser Dekapode schwimmt außerordentlich schnell und fällt durch seine zierlichen Bewegungen auf. Er schwimmt ebenso gewandt nach rückwärts wie nach vorne oder seitlich und zwar ist sein einziger Lokomotionsapparat der Trichter, aus dem er das Wasser mit großer Kraft ausstößt. Auch wenn er in einem Fischbehälter gefangen gehalten wird und sein Bewegungsraum eng begrenzt ist, ist es kaum möglich, ihn mit einem Schöpfnetz herauszufangen, da er durch rasche Schwimmstöße immer wieder dem Netze entrinnt.

Da die große, in ihren Umrissen einem Kreisquadranten entsprechende Terminalflosse das Tier beim Rückwärtsschwimmen aufhalten würde, wenn sie ausgebreitet wäre, so wird dieselbe beim schnellen Rückwärtsschwimmen so dicht um das Körperende gerollt, daß dieses seine spitze Kegelform beibehält und das Wasser mit dem denkbar geringsten Widerstande durchschneiden kann. Hingegen wird die Flosse beim langsamen Schwimmen als akzessorisches Lokomotionsorgan oder als Balanzierorgan verwendet; wir haben allen Grund anzunehmen, daß die Funktion der endständigen Hautflossen bei allen ähnlich gebauten Dibranchiaten dieselbe ist wie die von A. E. Verrill festgestellte Funktion der Terminalflosse bei Illex illecebrosus.

5. Die Bewegungsart von Stoloteuthis leucoptera.

Eine sehr wichtige Beobachtung über die Funktion der großen Lateralflossen von Stoloteuthis leucoptera verdanken wir A. E. Verrill[2]).

Diese Art gehört zu jener Gruppe der Sepiiden, welche in der Anpassung an die grundbewohnende Lebensweise viel weiter fortgeschritten sind als Sepia. Die Arten der Gattungen Rossia und Sepiola graben sich geradezu in den Sand oder Schlamm des

---

1) A. E. Verrill: l. c., p. 281—284.

2) A. E. Verrill: l. c., p. 349.

Meeresbodens ein und benützen hierzu die breiten, ovalen Lateralflossen, mit denen ja schon Sepia officinalis, wenn sie auf dem Sandgrunde liegt, über die Seiten ihres abgeflachten Körpers Sand ausbreitet.

A. E. Verrill schildert die Zierlichkeit der Bewegungen von Stoloteuthis leucoptera, die zur Benennung dieses Dekapoden als ,,Butterfly Squid" geführt hat, weil ,,In swimming it moves its fins in a manner analogous to the motion of the wings of a butterfly".

6. Die Bewegungsart von Loligo vulgaris.

Die Kalmare schwimmen ebenso wie Illex illecebrosus in der Regel truppweise.

Im Aquarium sind sie in beständiger Bewegung[1]), indem sie, ohne zu wenden, vorwärts und rückwärts schwimmen und zwar bewegen sich alle Individuen eines Schwarmes immer in derselben Richtung.

Zu gewissen Zeiten scheinen sich die Kalmare in unmittelbarer Nähe des Meeresbodens aufzuhalten; so z. B. hat der ,,Michael Sars" Loligo nur in Grundnetzen gefischt[2]) und daß Loligo kein ausschließlicher Oberflächenschwimmer ist, wie so häufig behauptet wird, geht außerdem noch daraus hervor, daß man in den Mägen gefangener Exemplare wiederholt Muschelreste angetroffen hat[3]).

Zu bestimmten Zeiten erscheinen aber die Kalmare in großen Schwärmen an der Meeresoberfläche, wo sie von den Meeresvögeln, wie z. B. vom Albatros und vom Sturmvogel, eifrig gejagt werden, weshalb man Kalmare sehr häufig in den Mägen dieser Vögel findet.

Wie bei Ommastrephes ist auch bei Loligo zwischen der Lokomotionsart beim langsamen Schwimmen und beim schnellen Schwimmen zu unterscheiden.

Schwimmt der Kalmar langsam, so bewegt er sich nicht durch Trichterstöße, sondern nur durch ruhige, wellige Schläge seiner

---

1) P. Fischer: Manuel de Conchyliologie et de Paléontologie conchyliologique etc., Paris 1887, p. 352. ,,Les Calmars sont des animaux très vifs, toujours en mouvement."

2) J. Murray and J. Hjort: The Depths of the Ocean. London 1912, p. 595. Die verschiedenen Arten der Gattungen Sepiola, Rossia, Sepia und Loligo wurden auf dieser Expedition ebenso wie die Arten der Gattungen Octopus und Cirroteuthis nur in Grundnetzen gefangen.

3) P. Fischer: l. c., p. 352.

Terminalflosse fort. Soll die Bewegung nach vorwärts gehen, so beginnt die undulatorische Bewegung der Flosse am Vorderende derselben, während das langsame Rückwärtsschwimmen dadurch zustande kommt, daß die undulatorische Bewegung am Hinterende der Flosse einsetzt[1]).

Will das Tier aufsteigen, so geschieht dies nach den Beobachtungen von V. Bauer[2]) fast immer mit schräggestellter Körperachse und zwar steigt das Tier in der Regel mit dem Hinterende des Körpers voran in die Höhe (seltener mit dem Kopfende voran), während das Absteigen fast immer mit dem Kopfende voran geschieht[3]). Die Vertikalbewegung vollzieht sich also beim Kalmar unter einer Stellung der Körperachse, welche ich als klinonektonisch bezeichnet habe[4]). Beim ruhigen Schwimmen und Schweben steht die Körperachse horizontal[5]).

Vor Feinden flüchtet der Kalmar durch den Rückstoß des aus dem Mantel durch den Trichter ausgetriebenen Wassers mit bauchwärts angelegten Flossen, Hinterende voran. Diese Fluchtbewegung erfolgt bisweilen so kraftvoll, daß die Tiere weit aus dem Wasser hinausschnellen und gelegentlich auf dem Schiffsdeck landen können[6]).

Die Kalmare schwimmen ihrer Beute, die hauptsächlich aus Fischen besteht, nach und ergreifen ihr Opfer mit den langen, blitzschnell aus den lateralen Kopftaschen hervorgeschleuderten Tentakeln, während die nicht so schnell schwimmenden Sepien ruhig auf dem Grunde liegend oder dicht über dem Boden schwebend auf ein zufällig sich näherndes Beutetier lauern, das von den plötzlich vorgeschleuderten Fangarmen ergriffen, durch das Einziehen der Tentakeln in den Bereich der kürzeren Arme gebracht und schließlich durch giftige Bisse rasch getötet wird[7]).

---

1) W. Th. Meyer: Tintenfische mit besonderer Berücksichtigung von Sepia und Octopus. Monographien einheimischer Tiere, Leipzig 1913, Bd. VI, p. 118.

2) V. Bauer: Einführung in die Physiologie der Cephalopoden. Mitteilungen aus der Zool. Station zu Neapel. Berlin 1909, Bd. XIX, p. 149.

3) Hingegen steht bei rascher Flucht nach hinten die Körperachse parallel zu der Fluchtrichtung.

4) O. Abel: Palaeobiologie der Wirbeltiere, 1912, p. 210.

5) Briefliche Mitteilung von Prof. Dr. C. I. Cori vom 28. März 1915.

6) W. Th. Meyer: l. c., p. 119.

7) W. Th. Meyer: l. c., p. 120.

7. Die Bewegungsart von Cirroteuthis Mülleri.

Cirroteuthis Mülleri ist, wie zuerst W. Th. Meyer[1]) und später L. Dollo[2]) gezeigt haben, ein zur schwimmenden Lebensweise zurückgekehrter pelagischer Oktopode, bei welchem sich an den Körperflanken von neuem Flossen ausgebildet haben, welche das Tier bei der Lokomotion unterstützen und deren Bewegung von kräftigen und reich entwickelten Muskeln bewerkstelligt wird. W. Th. Meyer sagt darüber:

„Diese reiche Entwicklung verschieden gelagerter Muskeln gewährt der Flosse nicht nur eine Bewegung von oben nach unten, wie sie bei den Flossen der Dekapoden allein möglich ist, sondern auch eine Bewegung von vorn nach hinten, so daß sie also die Fortbewegung des Tieres nach den verschiedensten Richtungen ermöglicht ohne Zuhilfenahme des Trichters wie bei den Dekapoden."

Es ist jedoch unwahrscheinlich, daß die Lateralflossen von Cirroteuthis das ausschließliche Lokomotionsmittel dieses hochspezialisierten Oktopoden darstellen. Wenn auch der Trichter rudimentär geworden ist, wie W. E. Hoyle[3]) und L. Joubin[4]) übereinstimmend angegeben haben, so besitzen doch die meisten Cirroteuthis-Arten außer den Lateralflossen noch den mächtig entwickelten Hautsaum, welcher die acht Arme bis fast zu ihren äußersten Spitzen verbindet. Wir dürfen annehmen, daß dieser Hautsaum dieselbe Rolle wie bei Octopus arcticus spielt und also auch bei Cirroteuthis Mülleri, C. umbellata usw. ein wichtiges Lokomotionsmittel darstellt, wobei er durch die Schläge der sehr muskulösen Lateralflossen in hervorragendem Maße unterstützt wird.

8. Die Bewegungsart von Stenoteuthis Bartrami („the flying Squid").

Diese Oegopsiden-Art ist ein außerordentlich geschickter und schneller Schwimmer und ebenso wie Loligo in beständiger Bewegung.

---

1) W. Th. Meyer: Die Anatomie von Opisthoteuthis depressa (Jjima und Ikeda). Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie 1907, Bd. LXXXV, p. 262.

2) L. Dollo: Les Céphalopodes adaptés à la Vie Nectique Secondaire et à la Vie Benthique Tertiaire. Zoolog. Jahrbücher 1912, Suppl. XV, Bd. I, p. 121.

3) W. E. Hoyle: Report on the Cephalopoda. Report Voy. H. M. S. Challenger 1872—1876. Zoology 1886, Vol. XVI, p. 62.

4) L. Joubin: Céphalopodes provenant des campagnes de la Princesse Alice (1891—1897). Résultats Camp. scient., accompl. sur son Yacht, par Albert Ier etc. 1900, Vol. XVII, p. 22.

Das Ausstoßen des Wassers aus dem Trichter erfolgt mit solcher Kraft, daß das Tier sehr häufig aus dem Wasser so hoch emporgeworfen wird, daß es auf das Verdeck von Schiffen niederfällt. Diese Tatsache ist bei den amerikanischen Seeleuten allgemein bekannt und hat dem Tiere die Bezeichnung „der fliegende Tintenfisch" verschafft[1]).

Wir haben keinen Grund, diese von A. E. Verrill mitgeteilte Angabe in Zweifel zu ziehen.

Der Fall ist von außerordentlichem Interesse, da er uns zeigt, daß auch unter den schnellen Oberflächenschwimmern aus dem Stamme der Cephalopoden der Übergang von der rein nektonischen Lebensweise zum Anpassungstypus der Flugfische möglich ist. Wir können auch mit einem hohen Grad von Wahrscheinlichkeit annehmen, daß das Herausspringen aus dem Wasser bei Stenoteuthis Bartrami auf dieselben Ursachen wie bei den Exocoeten, nämlich auf das Bestreben zurückzuführen ist, den verfolgenden Feinden, z. B. den Thunfischen, zu entrinnen; bekanntlich suchen sich ja auch die Schwalbenfische durch das Herausspringen aus dem Wasser den Nachstellungen der Thunfische und anderer Meeresräuber der oberflächlichen Wasserschichten zu entziehen.

Bisher fehlen alle genaueren Angaben darüber, ob das Herausspringen aus dem Wasser nur gelegentlich erfolgt wie bei vielen Fischen, welche die obersten Wasserschichten bewohnen, oder ob der „flying Squid" ebenso häufig wie die echten Fallschirmfische aus dem Wasser springt. Immerhin wären die großen Terminalflossen wohl imstande, den Körper eine Zeitlang in der Luft schwebend zu erhalten, aber ihre Größe reicht doch nicht aus, das Tier so lange zu tragen, wie dies bei den Flossen von Exocoetus oder Dactylopterus der Fall ist. Jedenfalls wäre es wünschenswert, etwas Genaueres über die Ethologie dieses interessanten Oegopsiden zu erfahren.

B. Analyse der verschiedenen Bewegungsarten.

A. Schwimmen.

(Nach jeder beliebigen Richtung möglich, aber in der Regel nach hinten gerichtet; die Flucht erfolgt meist nach rückwärts.)

---

1) A. E. Verrill: l. c., p. 290. „This is an exceedingly active species, swimming with great velocity, and not rarely leaping so high out of the water as to fall on the decks of vessels. On this account it has been called the ‚flying squid', by sailors."

I. Langsames Schwimmen.

a) Lokomotion durch Undulation der Terminalflossen bewirkt: z. B. Loligo.

b) Lokomotion durch Undulation der Lateralflossen bewirkt: z. B. Sepia und höchstwahrscheinlich (noch nicht beobachtet) Ctenopteryx.

II. Schnelles Schwimmen.

a) Lokomotion durch rasch aufeinanderfolgende Trichterstöße bewirkt. Die Arme bleiben enge geschlossen, die Flossen werden der Bauchseite angelegt und stehen außer Funktion.

1. Terminalflossen ventralwärts um das Körperende gerollt: z. B. Loligo, Illex.

2. Lateralflossen ventralwärts herabgeschlagen: z. B. Sepia.

3. Flossen fehlen: z. B. Octopus.

b) Lokomotion durch Trichterstöße und abwechselndes Öffnen und Schließen des Armschirms bewirkt: z. B. Octopus arcticus.

c) Lokomotion durch Trichterstöße und Schläge der Seitenflossen bewirkt, welche auf- und abwärtsschlagen: z. B. Stoloteuthis.

d) Lokomotion durch abwechselndes Öffnen und Schließen des großen Armschirmes in Verbindung mit Schlägen der Seitenflossen bewirkt, welche nicht nur von oben nach unten, sondern auch von hinten nach vorne schlagen können; Trichter rudimentär und daher als Lokomotionsapparat außer Funktion: z. B. Cirroteuthis.

e) Lokomotion durch die wahrscheinlich undulatorische Bewegung der außerordentlich vergrößerten, rochenartig geformten und sehr muskulösen Lateralflossen bewirkt, deren Muskelstränge dorsal quer über den Mantel verlaufen (Cucioteuthis Molinae; nicht beobachtet, aber aus der Flossenform und dem Vorhandensein der für Cephalopoden ungewöhnlich kräftigen Muskulatur zu erschließen).

III. Schnellschwimmen, häufiges Herausschnellen aus dem Wasser; Übergang zum Fallschirmflug.

a) Lokomotion durch starke Trichterstöße bewirkt, die das Tier aus dem Wasser treiben, wenn die Körperachse schräge nach oben und hinten gerichtet ist; die ausgebreiteten Terminalflossen wirken als Fallschirme, die das Zurückfallen in das Wasser verzögern: nur bei Stenoteuthis Bartrami.

B. Schweben im Wasser.

I. Schweben als fakultativer Bewegungszustand bei Schnellschwimmern.

a) Terminalflossen während des Schwebens in undulatorischer Bewegung: z. B. Loligo.

b) Lateralflossen während des Schwebens in undulatorischer Bewegung: z. B. Sepia.

II. Schweben als vorherrschender oder ausschließlicher Bewegungszustand bei Planktonten.

a) Terminalflossen sehr klein, getrennt, bei hochspezialisierten Gattungen rudimentär; Körper globiform: z. B. Cranchia globula, Teuthowenia antarctica.

b) Terminalflossen sehr groß, von verschiedener Gestalt; das Körperende ist bei hochspezialisierten Gattungen weit über die Terminalflossen hinaus verlängert und wird im Inneren durch den nach hinten verlängerten Gladius gestützt; an dem so entstandenen terminalen Spieß bilden sich laterale Flossensäume aus, die bei der höchstspezialisierten Gattung (Grimalditeuthis) zu einer sekundären Terminalflosse werden, die aber meist glashell durchsichtig ist und keine oder fast keine Muskulatur enthält, sondern ebenso wie die vor ihr stehende primäre Flosse nur als Balanzierapparat funktioniert. Körper mehr oder weniger stabförmig = baculiform: z. B. Doratopsis; oder rübenförmig = rapiform[1]): z. B. Taonius, Grimalditeuthis.

---

1) Rapa (lat.) = Rübe.

C. Liegen auf dem Meeresboden.

I. Liegen auf Sand- oder Schlammgrund; Körper flachgedrückt (depressiform): z. B. Sepia, Sepioteuthis, Cucioteuthis, Stauroteuthis.

II. Liegen in natürlichen oder selbstgebauten Felsspalten und Felsenhöhlen; Körper sackförmig (bursiform): z. B. Octopus vulgaris.

III. Liegen in Muschelschalen[1]: Octopus Digueti. — (Das Tier zieht sich in der Laichzeit in eine Muschelschale — Cytherea oder Pecten — zurück, heftet seine Eier über und unter sich an die Innenseite der Schale und bleibt während der Zeit der Brutpflege[2]) in der Schale verborgen.)

D. Kriechen auf dem Meeresboden.

Das Kriechen auf dem Meeresboden findet bei Octopus vulgaris in der Weise statt, daß in der Regel die Arme weit ausgebreitet werden und der Körpersack ziemlich hoch über dem Boden gehalten wird; nun wird ein Arm, meist einer der langen Ventralarme vorgestreckt, die Saugnäpfe an den Boden gepreßt und der Körper nachgezogen, wobei unterdessen die beim Kriechen unbeschäftigten Arme nach Beute herumtasten. Die Arme funktionieren abwechselnd als Körperstützen. Nur auf Sandboden rollt Octopus vulgaris die Armenden ein und bewegt sich dann wie auf Stelzen vorwärts (Fig. 1).

---

1) E. Perrier et A. T. de Rochebrune: Sur un Octopus nouveau de la Basse Californie, habitant les Coquilles de Mollusques bivalves. Comptes Rendus 1894, T. CXVIII, p. 770.

A. T. de Rochebrune: Etude sur une forme nouvelle du genre Octopus. Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Paris 1896, Vol. VIII, p. 75.

L. Dollo: Les Céphalopodes adaptées à la Vie Nectique Secondaire et à la Vie Benthique Tertiaire. Zoolog. Jahrb. 1912, Suppl. XV, Bd. I (Festschrift für J. W. Spengel), p. 138: „Beaux exemples d'Irréversibilité de l'Evolution, puisque les Octopodes en question ne peuvent récupérer la Coquille ancestrale, quand une Coquille redevient indispensable, mais la remplacent, — l'un, Argonauta, par une Coquille pédieuse — l'autre, Octopus Digueti, véritable Pieuvre-Hermite, par une Coquille de Lamellibranche (Peigne ou Cythérée), à la facon des Pagures."

2) F. Doflein: Das Tier als Glied des Naturganzen. Bd. II „Tierbau und Tierleben", von R. Hesse und F. Doflein, Leipzig und Berlin 1914, p. 585. „Es ist dies der achtarmige Meerpolyp nebst den übrigen Arten der Gattung Octopus und ihren Verwandten, bei denen das Weibchen die abgelegten und an eine Unterlage geklebten Eier bewacht, wobei es aus seinem Trichter stets einen frischen, sauerstoffhaltigen Wasserstrom den Eiern zuleitet."

E. Eingraben in den Meeresboden.

Das Eingraben in weichen, sandigen oder schlammigen Boden erfolgt durch Bewegungen der Lateralflossen.

I. Durch Bewegungen der lateralen Flossensäume breitet das Tier in derselben Weise Sand über seine Flanken, wie dies bei den Schollen der Fall ist: z. B. Sepia.

II. Durch lebhafte Bewegungen der großen Lateralflossen gräbt sich das Tier ziemlich tief in den Sand oder Schlamm ein: z. B. Sepiola, Rossia, Stoloteuthis; wahrscheinlich auch Stauroteuthis und Cirrothauma (blind!).

F. Anheften.

Ein bis zwei Tage alte Exemplare von Sepia officinalis heften sich mit einer Saugscheibe, die von der flachen Bauchseite und dem untersten, sehr stark abgeplatteten Armpaar gebildet wird, an feste Objekte an. Wenn auch die erwachsenen Sepien hauptsächlich auf Schlammboden oder Sandboden leben und in der Laichzeit die Zosterawiesen des Littorals bewohnen, so sind sie doch auch dann und wann im Bereiche der Felsküste anzutreffen; werden sie in einem Aquarium gehalten, in dem sich größere Steine und Felsblöcke befinden, so kann man die Sepien sich an die glatteren Stellen der Steine anschmiegen sehen. Ob sich die Tiere in diesem Falle ebenso wie die jungen Individuen ansaugen oder ob es sich nur um ein Anschmiegen handelt, ist noch nicht sichergestellt.

III. Die Futtertiere und Feinde der lebenden Dibranchiaten.

1. Die Futtertiere der lebenden Dibranchiaten.

Die lebenden Dibranchiaten sind ausnahmslos karnivor; die größeren Formen gehören zu den furchtbarsten Räubern des Meeres. Große und sehr alte Exemplare von Architeuthis mögen auch für ihre einzigen Feinde, die Pottwale, gefährliche Gegner sein, wenn man bedenkt, daß das größte bisher bekannte Exemplar von Architeuthis spec. (princeps?) eine Länge von fast 17 m erreicht haben soll[1]).

1) A. E. Verrill: The Cephalopods of the North-Eastern Coast of America. Transactions Connecticut Acad. 1879—1881, Vol. V, p. 191, 196, 221. Dieser riesige

Spuren der heftigen Kämpfe, die sich zwischen derartigen „Kraken" und Pottwalen abspielen, hat J. Hjort 1912 abgebildet und beschrieben; wir kommen später noch darauf zurück. Auch die Gattung Octopus kann mitunter, wenn es sich um sehr alte Exemplare handelt, sehr beträchtliche Dimensionen erreichen; das größte aus dem Mittelmeer gefischte Exemplar war etwas über 3 m lang, während die Gesamtlänge eines riesigen Exemplars von Octopus punctatus (Gabb) von der Westküste Nordamerikas 4,88 m und die Spannweite der Arme 8,53 m betrug. A. E. Verrill hat einige Daten über Riesenformen unter den Oktopoden zusammengestellt [1]).

Während sich kleinere Exemplare von Octopus vulgaris von Bivalven, kleineren dekapoden Krebsen und kleinen Fischen ernähren, scheuen alte Tiere auch vor Angriffen auf größere Hummer und Langusten nicht zurück; nach J. Kollmann [2]) soll ein erwachsenes Tier imstande sein, einen großen Hummer in der Mitte auseinanderzureißen. Die Hauptnahrung von Octopus vulgaris bilden jedoch die verschiedenen Krabbenarten, welche die Felsküste bewohnen. Nähert sich eine Krabbe dem Versteck des Räubers, so stürzt sich derselbe mit weit ausgebreiteten Armen über sein Opfer, das ihm freilich häufig durch Abwerfen eines Beines oder der von den Fangarmen umklammerten Schere zu entrinnen vermag [3]). Ebenso läßt auch der Hummer bei einem Angriff des Octopus die ergriffene Schere in den Armen des Feindes zurück, indem er sie autotomiert [4]).

Cephalopode, der durch den Unverstand des Entdeckers leider der wissenschaftlichen Untersuchung entzogen wurde (er wurde an Hunde verfüttert), maß ungefähr 17 m, da Harvey in einem Briefe an den „Boston Traveller" die Körperlänge mit 20 Fuß und die Länge eines Tentakels mit 35 Fuß angab. Verrill berechnete die Länge des Exemplars mit 660 Inches. Das Exemplar strandete in der Notre-Dame-Bay an der Ostküste Neufundlands am 2. November 1878.

1) A. E. Verrill: l. c., 1880, p. 252.

2) J. Kollmann: Die Cephalopoden in der Zoologischen Station des Dr. Dohrn. Zeitschrift f. wiss. Zoologie 1875, Bd. XXVI, p. 1.

3) F. Doflein: Das Tier als Glied des Naturganzen. Leipzig und Berlin 1914, p. 161, Fig. 101. Die treffliche Abbildung, welche C. Merculiano nach dem Leben entwarf, hat leider einen Fehler: der Trichter des sich über die Krabbe stürzenden Octopus sollte nach hinten, aber nicht nach vorne gerichtet sein, da sich der Octopus immer nach vorne über sein Beutetier stürzt (vgl. Fig. 2).

4) C. I. Cori: Der Naturfreund am Strande der Adria und des Mittelmeergebietes. Leipzig 1910, p. 69.

Eine merkwürdige Beobachtung über die Methode, die der Octopus beim Öffnen einer Bivalve anwendet, hat J. Power[1]) mitgeteilt. Das Tier näherte sich einer Steckmuschel, schob einen Stein zwischen die geöffneten Schalen, um der Muschel das Schließen der Schalen unmöglich zu machen und fraß dann die Weichteile der Muschel aus. Schon die Alten[2]) berichten Ähnliches, doch wurde diese Angabe von Férussac und d'Orbigny für eine Fabel gehalten[3]).

Nach A. E. Verrill bilden Bivalven den Hauptbestandteil der Nahrung der nordamerikanischen Octopus-Arten, ,,but will also eat fish, and might, perhaps, like lobsters and crabs, devour dead bodies[4])".

Hat der Octopus einmal sein Opfer gefaßt, so betäubt er es durch Bisse, welche giftig wirken[5]). Auch bei den meisten Dekapoden scheint der Biß giftig zu sein; W. Th. Meyer führt Sepia und Loligo als Beispiele an[6]) und C. Chun ist der Meinung, daß die eigentümlichen ,,Drüsenknöpfe" auf den Tentakelstielen der bathypelagischen Gattung Chiroteuthis gleichfalls ein giftiges Sekret ausscheiden, das das ergriffene Opfer lähmt[7]).

Ursprünglich besaßen die Oktopoden keine Hautsäume zwischen den Fangarmen oder doch nur unbedeutende Orimente derselben[8]). Bei fortschreitender Anpassung an das Leben auf dem Meeresboden, besonders an das Kriechen im Bereiche der Felsküste,

---

1) J. Power: Observations on the Habits of Various Marine Animals. Annals and Mag. Nat. Hist. 1857, 2d Ser., Vol. XX, p. 334.

2) Plinius: Historia naturalis, Lib. IX, Cap. XXX.

3) Férussac et d'Orbigny: Céphalopodes acétabulifères vivants et fossiles, l. c., p. 10—11.

4) A. E. Verrill: l. c., 1880, p. 253.

5) F. Doflein: l. c., p. 160.

R. Krause: Über Bau und Funktion der hinteren Speicheldrüsen der Oktopoden. Sitzungsber. Akad. d. Wiss., Berlin 1897, p. 1098.

L. Dollo: Les Céphalopodes etc., l. c., p. 128.

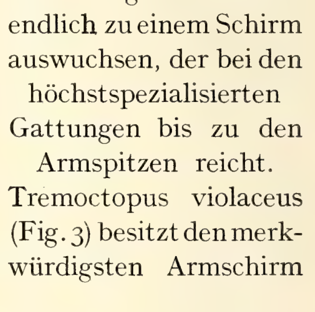
6) W. Th. Meyer: Tintenfische mit besonderer Berücksichtigung von Sepia und Octopus. Monographien einheimischer Tiere. Leipzig 1913, Bd. VI, p. 120.

7) C. Chun: Cephalopoden. Valdivia-Expedition, l. c., 1910, p. 148.

8) H. Woodward: On a Fossil Octopus (Calais Newboldi) from the Cretaceous of the Lebanon. Quarterly Journal of the Geological Society. London 1896, Vol. LII, p. 229.

Eine Rekonstruktion dieses ältesten Oktopoden (Palaeoctopus Newboldi) hat L. Dollo entworfen. Zoologische Jahrbücher 1912, Suppl., Bd. XV, p. 126.

wuchsen die Arme bei einigen Arten, wie bei O. macropus und O. araneus, zu enormen Längen aus. Dagegen gingen andere Oktopoden allmählich von der vorwiegend kriechenden zu einer vorwiegend schwimmenden Bewegungsart und von der makrophagen zu der mikrophagen Nahrungsweise über, wobei sich die kleinen Hautsäume zwischen den Armbasen immer mehr vergrößerten und



endlich zu einem Schirm auswuchsen, der bei den höchstspezialisierten Gattungen bis zu den Armspitzen reicht. Tremoctopus violaceus (Fig. 3) besitzt den merkwürdigsten Armschirm

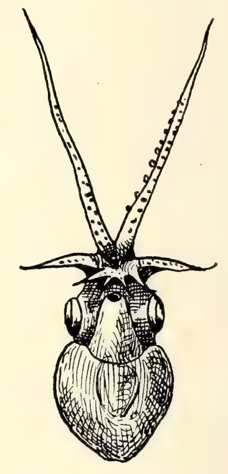


Fig. 3. Tremoctopus violaceus Delle Chiaje, 1829. ($^1/_2$ nat. Gr.) Originalzeichnung mit Benutzung der Zeichnungen von G. Jatta (n. d. Nat.) (l. c., 1896, Taf. XX, Fig. 1 und 12). Ansicht von der Oberseite. — Die ovalen Öffnungen auf der Oberseite des Mantels sind nicht die Augen, sondern „pori acquiferi"; die Augen stehen lateral und mehr gegen die Ventralseite verschoben.

Fig. 4. Tremoctopus violaceus Delle Chiaje, 1829. (Ca. $^4/_1$ nat. Gr.) Jugendexemplar, ohne Armschirm. — Als Octopus atlanticus d'Orb. in Férussac-d'Orbigny, l. c., Pl. XVI („Poulpe"), Fig. 5 abgebildet.

unter den Oktopoden; er reicht weit über das dorsale Armpaar hinaus und ist in der Mittelebene des Tieres tief eingekerbt, umfaßt aber nur die beiden dorsalen Armpaare, so daß die beiden Ventralarme ihre volle Bewegungsfreiheit behalten haben. Dieser Armschirm, welcher übrigens den frisch ausgeschlüpften Jungen

(Fig. 4) noch fehlt[1]), kann kaum als Lokomotionsapparat gedeutet werden; es scheint, daß er bei dem Fange von Beutetieren eine wichtige Rolle spielt, indem er über das Beutetier nach unten herabgeschlagen wird und so das Entkommen desselben erschwert.

Bei anderen Oktopoden wächst dagegen der Armschirm zwischen allen Armen gleichmäßig aus und wird auf diese Weise nicht nur

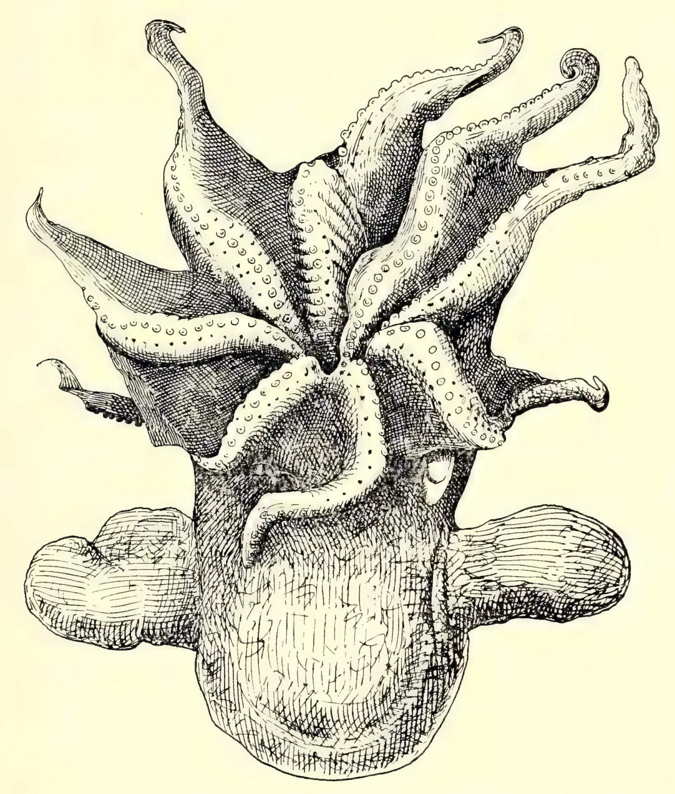


Fig. 5. Cirroteuthis umbellata, P. Fischer, 1883. (½ nat. Gr.) Nach L. Joubin (l. c., 1900, fasc. XVII, Monaco, p. 21, Pl. I, fig. 1). — Angeblich aus 4366 m Tiefe (?); Campagne 1896, Station 753, „Parages des Açores". — Es ist möglich, daß das Tier erst beim Aufziehen des Netzes in dasselbe geriet. — Frühere Fänge von Exemplaren dieser Art sollen aus folgenden Tiefen stammen: Azoren, 16. Aug. 1883, 2235 m; Cap Garnett, 11. Juli 1883, 1139 m; zwischen Cap Nounn und den Canaren, 26. Juni 1883, 1235 m.

zu einem Fangschirm, sondern auch zu einem Lokomotionsapparat, der durch abwechselndes Schließen und Öffnen das Tier ruckweise nach hinten stößt und auf diese Weise die Funktion

1) G. Jatta: I Cefalopodi viventi nel Golfo di Napoli. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 23. Monographie. Berlin 1896, p. 207.

des Trichters beim Rückwärtsschwimmen sehr wesentlich unterstützt. Nach vorne kann jedoch ein mit einem Armschirm ausgerüsteter Oktopode nur durch Stöße aus dem nach hinten umgelegten Trichter oder (wie bei Cirroteuthis) durch Ruderbewegungen der Lateralflossen getrieben werden, wie schon früher eingehend erörtert wurde. Ist es somit auch nicht wahrscheinlich, daß die mit Armschirmen versehenen Oktopoden rasch auf ihre Beute losfahren, soferne ihr Trichterapparat rudimentär geworden ist, so dürfen wir doch annehmen, daß sie den Armschirm beim Ergreifen der Beute in derselben Weise wie die Medusen verwenden und daß sie sich ebenso wie diese von kleinen dekapoden Krebsen und kleinen Fischen ernähren, die in die Nähe des Armschirms geraten[1]). Jedenfalls ist die aktive Schwimmfähigkeit von Cirroteuthis Mülleri sehr gering und so muß sich auch eine entsprechende Änderung der Nahrungsweise eingestellt haben. L. Dollo dürfte daher wohl im Rechte sein, wenn er Cirroteuthis Mülleri als einen Cephalopoden betrachtet, der von einer makrophagen Nahrungsweise, wie sie seine benthonischen Vorfahren führten, zu einer mikrophagen Nahrungweise übergegangen ist[2]).

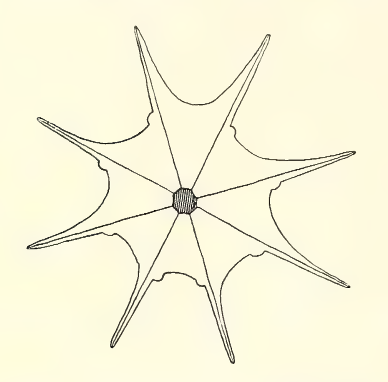


Fig. 6. Diagramm des Armschirms von Cirroteuthis umbellata, P. Fischer, 1883 (verkleinert). Nach L. Joubin (l. c., fasc. XVII, Monaco, 1900, fig. 1, p. 23). — Zwischen den dorsalen Armen (oberstes Armpaar) verläuft der Schirmrand in ununterbrochener Bogenlinie, zwischen den lateralen Armpaaren ist die Bogenlinie einmal, zwischen den ventralen (unterstes Armpaar) zweimal unterbrochen. Die Bedeutung dieser Unterbrechung ist unaufgeklärt.

Ethologische Beweise für die Mikrophagie und Planktonophagie der Cirroteuthiden sind folgende:

1. Reduktion der Saugnäpfe. — (Die Saugnäpfe sind bei jenen Cephalopoden sehr kräftig und zahlreich, welche sich

1) H. N. Moseley, Pelagic Life. Nature, Vol. XXVI, p. 562, London 1882: „Many of the larger pelagic animals, like the whalebone-whale, feed on large quantities of minute animals. Prof. Steenstrup has found that certain Pelagic Cephalopods feed on minute Crustacea and the use of the wide conical membrane surrounding the arms in the Cirroteuthidae is apparently to catch shoals of Entomostraca.“

2) L. Dollo, Les Céphalopodes etc., l. c., p. 126.

von größeren, flinken und zum Teil wehrhaften Tieren ernähren; besteht die Nahrung aus kleinen Planktontieren, so sind große Saugnäpfe überflüssig; daraus erklärt sich ihre Reduktion bei den Cirroteuthiden).

2. Verlust der Radula. — (Der Verlust der Zungenzähne bei den Cirroteuthiden erklärt sich aus dem Übergang von großkörperiger zu kleinkörperiger Nahrung).
3. Verlust der Giftdrüsen. — (Jene Cephalopoden, welche größere Tiere anfallen, wie z. B. Octopus, der auch vor einem ihm an Körperkraft überlegenen Hummer nicht zurückschreckt, betäuben ihre Opfer durch giftige Bisse. Bei mikrophager Nahrungsweise ist eine Betäubung oder Lähmung der Beutetiere überflüssig).
4. Ausbildung von Tastfäden an den Armen. — (Apparate zur Ermittlung der Anwesenheit kleinerer Futtertiere.)
5. Ausdehnung der die einzelnen Arme verbindenden Hautsäume bis fast an das Ende der Arme. — (Dieser große Schirm, der wie der Schirm einer Meduse eine große Anzahl kleiner Planktonorganismen umschließen kann, aber auch imstande ist, kleinere Fische und Krebse festzuhalten, ist eine Einrichtung, die mit dem Übergang von der makrophagen zur mikrophagen Nahrungsweise in ursächlichem Zusammenhange steht und wahrscheinlich erst sekundär zu einem Lokomotionsapparat geworden ist).

Halten wir zunächst fest, daß bei den Cirroteuthiden die Saugnäpfe der Arme rudimentär sind, während sie bei Octopus vulgaris und den übrigen typisch benthonischen Oktopoden, welche größere Tiere verzehren, sehr kräftig entwickelt sind.

Dieselbe Funktion wie die Saugnäpfe von Octopus vulgaris usw. haben auch die Fanghaken, welche bei verschiedenen nektopelagischen Dibranchiaten, z. B. bei Enoploteuthis, Gonatus, Onychoteuthis, Teleoteuthis, Ancistroteuthis, Moroteuthis usw. aus den Saugnäpfen hervorgegangen sind, wie aus der ontogenetischen Entwicklung nachgewiesen werden konnte. Die Fanghaken sind nichts anderes als die differenzierten Ringränder der Saugnäpfe, und sind bei den einzelnen Gattungen auf verschiedenen Wegen entstanden; innerhalb der einzelnen Familien sind verschiedene Grade dieser Umformung zu beobachten wie bei den Onychoteuthiden, wo bei der Gattung Lycoteuthis der ursprüngliche Zustand (vier Reihen runder Näpfe auf jedem Tentakel) bis ins Alter erhalten

bleibt, während bei allen anderen Onychoteuthidengattungen die Ringe der beiden rhachialen (d. i. inneren) Reihen in Haken verwandelt werden. Die beiden marginalen (d. i. äußeren) Saugnapfreihen der Tentakel bleiben entweder auch noch beim erwachsenen Tier als solche erhalten (bei der Gattung Teleoteuthis) oder verschwinden bei zunehmendem Alter gänzlich (bei Onychoteuthis, Ancistroteuthis und Moroteuthis).

Alle Oegopsiden, bei denen die Arme und Tentakeln oder nur die letzteren mit Fanghaken bewaffnet sind,

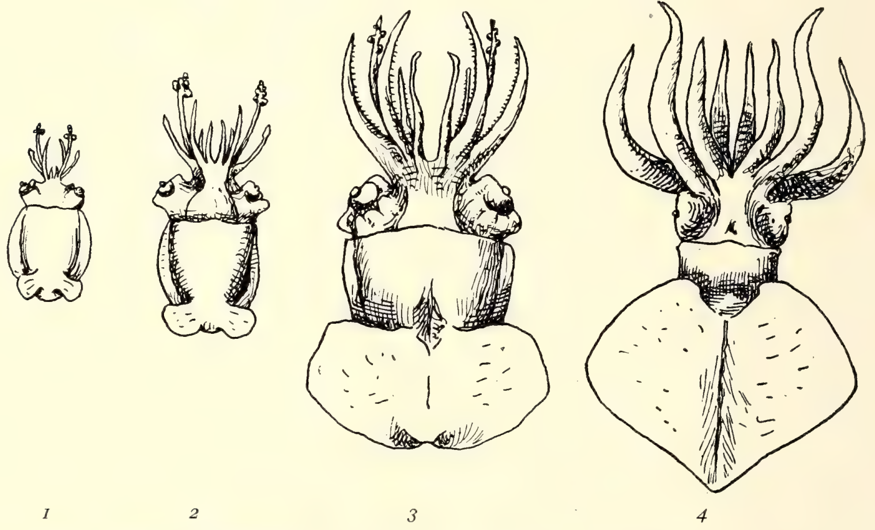


Fig. 7. Vier Jugendstadien von Octopodoteuthis sicula, Rüppell, 1844. Alle Figuren aus G. Pfeffer (l. c., 1912, Taf. XIX.)
1 (Taf. XIX, Fig. 8): Jugendform aus Messina ($^4/_1$ nat. Gr.), Museum Hamburg.
2 (Taf. XIX, Fig. 6): Jugendform aus Messina ($^4/_1$ nat. Gr.), Museum Hamburg.
3 (Taf. XIX, Fig. 3): Jugendform aus Messina ($^4/_1$ nat. Gr.), Museum Hamburg.
4 (Taf. XIX, Fig. 2): Jugendform aus Messina ($^1/_1$ nat. Gr.), Museum Jena.
(Alle Figuren von der Dorsalseite.)
Körper schlaff, zum Teil gallertig gequollen bis häutig-gallertig. Arme mit rudimentären Haken besetzt (2. und 3. Arm besitzt je ca. 30 Hakenpaare.) — Alle Mittelmeerformen nur aus Messina bekannt; ein Exemplar von 101 mm Mantellänge in 1000—1040 m gefangen.

besitzen einen kegelförmigen, meist langgestreckten, sehr muskulösen Körper und sind flinke Hochseeräuber. Die Fanghaken ermöglichen es den Tieren, auch größere Beutetiere zu ergreifen und solange festzuhalten, bis die lähmende Wirkung des giftigen Bisses eingetreten ist.

Das hauptsächlichste Futter der schnellen Hochseeschwimmer unter den Oegopsiden besteht in Fischen. Illex illecebrosus folgt

in großen Scharen den Heringsschwärmen, wenn sie den zu gewissen Zeiten in ungeheueren Mengen an der Oberfläche schwimmenden Garneelen (Thysanopoda norvegica) nachstellen; der Magen dieser Oegopsiden ist zu dieser Zeit entweder mit Resten von Garneelen oder mit Heringen oder mit einem Gemisch von Heringen und Garneelen angefüllt[1]). Ebenso folgt Loligo Pealei in enormen Schwärmen den geschlossenen Scharen des Maifisches (Alosa menhaden), welche sich zu bestimmten Zeiten der Ostküste Nordamerikas nähern[2]), aber die größeren Individuen stellen auch ihren kleineren Artgenossen sehr eifrig nach. A. E. Verrill folgerte aus dem schwarmweisen Leben der annähernd gleich großen Tiere, daß sich dieselben zu Schutzzwecken („for mutual safety") in „Schulen" vereinigen[3]). Ich kann mich dieser Auffassung nicht anschließen. Es scheint hier genau dieselbe Erscheinung wie bei den Fischschwärmen vorzuliegen, wo sich ja auch die Individuen von annähernd gleicher Körpergröße in Scharen zusammenschließen, die sich von den gleichfalls in Schwärmen lebenden älteren und jüngeren Individuen getrennt halten. Dies ist dadurch

Fig. 8. Grimalditeuthis Bonplandi, Vérany, 1837. (Ungefähr $^1/_3$ nat. Gr., Körperlänge 42 cm.) Nach L. Joubin (l. c., 1900, Pl. V, fig. 1, p. 79). — An der Meeresoberfläche gefangen. — Campagne 1896, Station 750, Ost von São Miguel (Azoren). — Die Tentakel fehlen vollständig. — Der Körper ist hochgradig durchsichtig, die Färbung ein grauliches Violettweiß mit sehr vielen kleineren und größeren violetten Chromatophoren. — Leuchtorgane fehlen.

1) A. E. Verrill: l. c., p. 281.
2) A. E. Verrill: l. c., p. 318.
3) A. E. Verrill: l. c., p. 323.

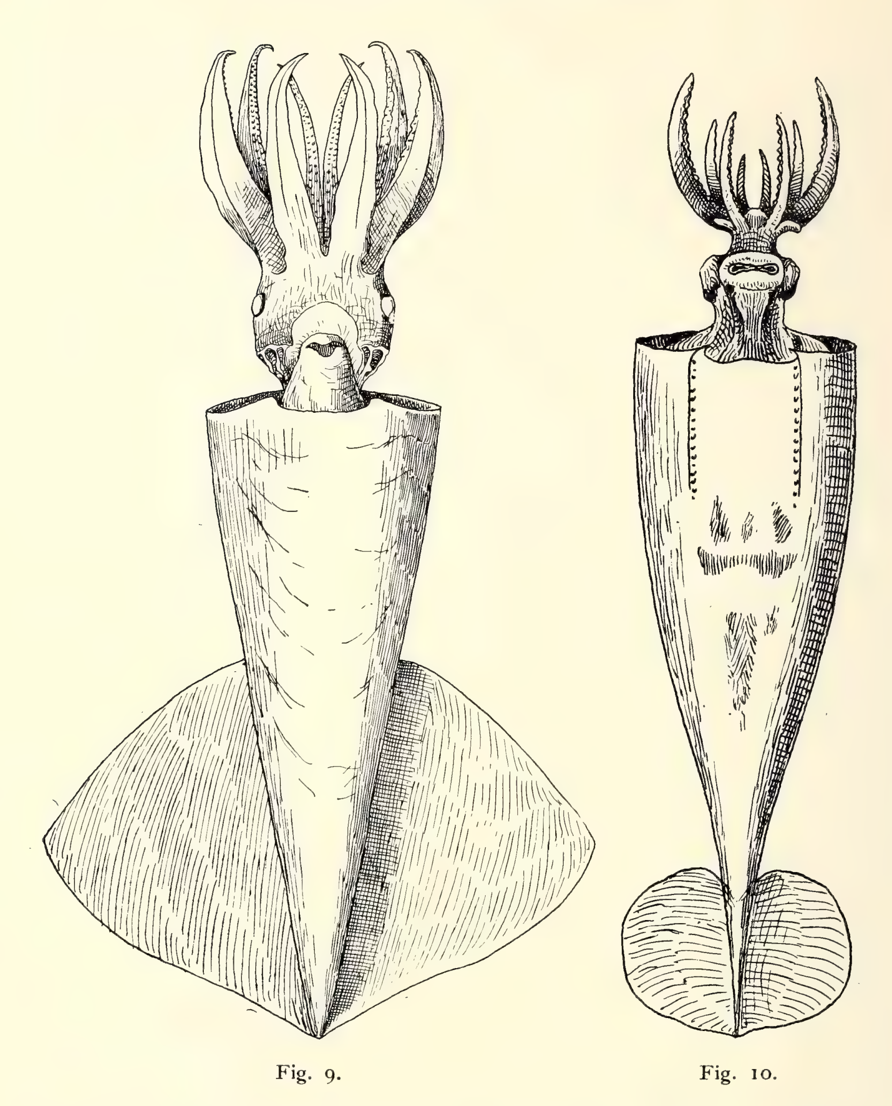


Fig. 9. Fig. 10.

Fig. 9. Chaunoteuthis mollis, Appellöf, 1890. ($^1/_2$ nat. Gr.) Original im Museum von Upsala, von unten gesehen. — Nach G. Pfeffer (l. c., 1912, Taf. VII, Fig. 1, p. 89). — Tentakel fehlen den Erwachsenen bis auf kleine Stummel. Körper gallertig-knorpelig, sehr weich, aber kräftiger als bei Leachia; Farbe violettbraun. Besonders auffallend ist die Größe der Terminalflosse. — Leuchtorgane fehlen.

Fig. 10. Leachia cyclura, Lesueur, 1821. (Nat. Gr.) Nach G. Pfeffer (l. c., 1912, Taf. XLVII, Fig. 3, p 653). — Original im Hamburger Museum. — Ansicht von der Ventralseite. — Fundort: Madeira. — Körper gallertig, violett-grauweiß mit braunvioletten Chromatophoren und größeren grauvioletten Flecken. — Tentakel zu kleinen Stummeln reduziert. — Arme hier gestreckt gezeichnet, aber sonst immer spiralig wie bei Taonius pavo eingerollt, was bei allen Leachien der Fall ist. — Leuchtorgane vorhanden.

bedingt, daß sich die Angehörigen einer Brut von allem Anfang an von den älteren und später auch von den jüngeren absondern. In dem Maße, als die Schwärme durch Feinde dezimiert werden, nimmt die Individuenzahl der Schwärme ab und daraus erklärt sich, daß die ältesten Tiere schließlich zu Einsiedlern werden. Dies gilt aber nicht nur für stirpivore Raubfische[1]), sondern auch für Friedfische.

Außer kleinen Fischen und Crustaceen nähren sich die Dekapoden von Medusen und, soferne sie sich auf dem Meeresboden aufhalten, auch von verschiedenen Mollusken, Würmern usw. Daß die Kalmare nicht ausschließliche Oberflächenschwimmer sind, wie mitunter angenommen wird, geht daraus hervor, daß man zuweilen Reste hartschaliger Mollusken in ihren Mägen findet[2]) und daß sie der ,,Michael Sars“ nur mit Grundnetzen gefischt hat[3]).

Im allgemeinen sind die bisherigen Beobachtungen über die Ernährungsart der lebenden Cephalopoden sehr dürftig; wir sind auf die zufälligen Funde von Futtertieren in den Mägen gefangener Individuen angewiesen und da man sich in der Regel nur sehr schwer entschließen kann, ein kostbares Exemplar zu zerstören, um dann vielleicht den Magen leer oder vielleicht

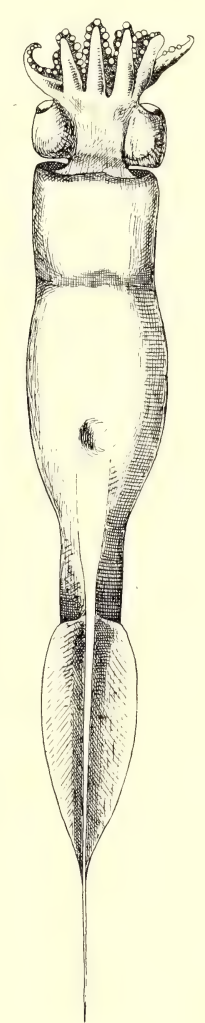


Fig. 11. Taonius pavo, Lesueur, 1821. (Ungefähr $^1/_3$ nat. Gr.; Körperlänge 41,5 cm.) Nach L. Joubin (l. c., 1900, Pl. IX, Fig. 1, p. 106). — Campagne 1897, Station 817; tot an der Meeresoberfläche Südost von Madeira gefunden. (Ansicht von der Dorsalseite.) — Körper halbtransparent, Augen auf der Ventralseite zusammenstoßend, Arme stumpf endend, durch schwach entwickelte Membran an der Basis verbunden. — Saugnäpfe wenig zahlreich. — Kopf violett, Arme purpur bis violett, Trichter gelb, Mantel drapfarbig mit braunroten Flecken. — Tentakel auf einen kleinen Stummel von 15 mm Länge jederseits reduziert.

1) D. h. Tiere, die auch ihre Artgenossen verzehren.

2) P. Fischer: Manuel de Conchyliologie et de Paléontologie Conchyliologique etc. Paris 1887, p. 352.

3) J. Murray and J. Hjort: The Depths of the Ocean, p. 595. London 1912. Außer Loligo hat der ,,Michael Sars“ auch die Arten der Gattungen Sepia, Sepiola und Rossia ausschließlich mit dem Grundnetz erbeutet.

von einem undefinierbaren, flockigen Brei erfüllt[1]) zu finden, so erfahren wir nur gelegentlich etwas über die Futtertiere der selteneren Arten. Die Angaben über die Nahrung der Cephalopoden sind sehr vereinzelt und in der Literatur zerstreut; außer über die bisher genannten Arten liegen Berichte über die Ernährungsweise von folgenden Arten vor:

Todarodes sagittatus: kleine Fische, höhere Krebse, Würmer[2]).
Lycoteuthis diadema: Pteropoden, Crustaceen[3]).
Mastigoteuthis Agassizii: kleine Crustaceen[4]).
Philonexis: Pteropoden (Hyalaea, Atlanta und Cleodora[5]).
Sepia: dekapode Krebse[6]).
Sepiola atlantica: Mollusken und kleine Fische[7]).
Rossia macrosoma: kleine Crustaceen und Fische[8]).
Argonauta argo: Fische[9]).

Diese Angaben sind leider viel zu dürftig, um ein vollständiges Bild von den Beziehungen zwischen dem Armapparat und der Ernährungsart der Dibranchiaten zu gewinnen, welche ja zweifellos bestehen müssen.

Daß bei einzelnen Gattungen aus ganz verschiedenen Familien der Oegopsiden die Tentakel verloren gehen, beweist jedenfalls, daß sie bei der diesen Gattungen eigentümlichen Ernährungsart überflüssig sind. In früherer Zeit ist viel über die Frage debattiert worden, ob die Gattung Loligopsis wirklich nur acht Arme besitzt oder ob nur beschädigte Ex-

---

1) C. Chun: l. c., p. 28.

2) H. J. Posselt: Todarodes sagittatus. En anatomisk Studie etc. Videnskabelige Meddelelser, Naturhistoriske Forening i Kjønhavn 1891 (5), II. Aarg., p. 301.

3) C. Chun: Cephalopoden. 1910, l. c., p. 28.

4) A. E. Verrill: l. c., p. 298.

5) Férussac et d'Orbigny: l. c., p. 86. Die Pteropoden kommen in der Nacht an die Meeresoberfläche; ebenso steigen auch die Philonexiden in der Nacht empor.

6) J. T. Cunningham: Specialised Organs seen in Action. Journal Mar. Biol. Association. London 1894 (2), Vol. III, p. 166.

7) Férussac et d'Orbigny: l. c., p. 237.

8) E. G. Racovitza: Notes de Biologie. 3. Moeurs et reproduction de Rossia macrosoma. Archives de Zoologie expérimentale et générale. Paris 1895 (3), T. II, p. 491.

9) H. De Lacaze-Duthiers: Observation d'un Argonaute de la Méditerranée. Ibidem 1892, p. 37.

emplare zur Untersuchung vorlagen[1]). Ebenso war man im Zweifel über einen analogen Befund bei der Oegopsidengattung Octopodoteuthis; diese Zweifel sind durch seitherige Untersuchungen endgültig behoben worden und wir wissen heute, daß die Tentakeln bei folgenden Gattungen ganz unabhängig voneinander verloren gegangen sind:

Familie:	Grimalditeuthidae:	Grimalditeuthis[2])	(Fig. 8).
,,	Onychoteuthidae:	Chaunoteuthis[3])	(Fig. 9).
,,	Enoploteuthidae:	Octopodoteuthis[4])	(Fig. 7).
,,	Cranchiidae:	Taonius[5])	(Fig. 11).
,,	,,	Leachia[6])	(Fig. 10).

1) G. Pfeffer (l. c., p. 379) hat endgültig nachgewiesen, daß Loligopsis Peronii (Lamarck 1812) ein junger Ommatostrephide ist, dessen Tentakel in die Tentakeltaschen zurückgezogen waren, so daß das Tier infolgedessen den Eindruck eines achtarmigen Dibranchiaten machte. Loligopsis ist eine muskulöse, „fleischige" Form und unterscheidet sich dadurch sehr bestimmt von den gallertigen Dibranchiaten, bei denen die Tentakel sekundär verloren gegangen sind. Schon Lamarck hat die muskulöse Konsistenz von Loligopsis ausdrücklich betont (Extrait de son Cours de Zoologie, p. 123).

2) L. Joubin: l. c., 1900, p. 79, Pl. V, Fig. 1. — G. Pfeffer: l. c., 1912, p. 628; die von Pfeffer auf Taf. XLVII, Fig. 1 gegebene Abbildung ist, wie Pfeffer selbst (p. 631) angibt, vom Zeichner unrichtig rekonstruiert worden.

3) Chaunoteuthis mollis (Appellöf, 1890) erinnert in der allgemeinen Körperform auffallend an Leachia und es liegt hier, da es sich um Angehörige zweier verschiedener Familien handelt, wohl ein Fall konvergenter Anpassung vor; wir sind aber heute noch nicht imstande, die Ursachen zu erkennen, welche diese Formähnlichkeit bedingen.

4) Die von Rüppell 1844 aufgestellte Gattung Octopodoteuthis ist von Krohn 1845 Veranya genannt worden; daher ist der von Rueppell gegebene Name beizubehalten. Vgl. G. Pfeffer: l. c., p. 213. Auch bei der von A. E. Verrill 1885 aufgestellten Gattung Octopodoteuthopsis fehlen die Tentakel. aber die selbständige Stellung dieser Gattung ist unsicher (G. Pfeffer: l. c., p. 224); vielleicht gehört Octopodoteuthopsis megaptera Verr. zur Gattung Octopodoteuthis. Der Körper ist bei dieser Form wahrscheinlich nicht gallertig, sondern fleischig.

5) L. Joubin: l. c., 1900, p. 106, G. Pfeffer: l. c., 1912, p. 704. Bei der nächstverwandten Gattung und Art Desmoteuthis hyperborea (Stenstrup 1857) sind jedoch Tentakel vorhanden. Daß Desmoteuthis ein Bewohner tieferer Wasserschichten ist, beweist die Konsistenz des Körpers, der eine dünne, zarte, blasse und durchscheinende Haut besitzt.

6) Leachia ist eine Tiefseeform, wie aus der gallertigen Konsistenz des ganzen Tieres hervorgeht; außerdem besitzt Leachia Leuchtorgane. Der Name Perothis, den Rathke 1833 aufgestellt hat, ist durch Leachia zu ersetzen.

Außer den fünf genannten Gattungen ist vielleicht noch die Gattung Cucioteuthis mit der einzigen Art C. Molinae d'Orb. unter den Dibranchiatengattungen

Von diesen fünf Gattungen sind die drei letztgenannten Bewohner der tieferen Wasserschichten der Hochsee und sind daher als bathypelagische Formen zu bezeichnen, während die beiden ersten (Grimalditeuthis und Chaunoteuthis) Bewohner der oberen Wasserschichten zu sein scheinen; dafür spricht, abgesehen von den Oberflächenfängen, vor allem die normale Ausbildung der Augen. Sind auch die Körperformen der fünf Gattungen sehr verschieden, so besteht doch in der Konsistenz des Körpers eine Übereinstimmung, indem dieselbe häutig-gallertig oder gequollen-gallertig ist und sich daher von der Beschaffenheit des Körpers, die den in den oberen Wasserschichten wohnenden schnellschwimmenden oder kriechenden Dibranchiaten eigentümlich ist, sehr bestimmt unterscheidet.

Der sekundäre Verlust der Tentakel ist also wohl als die Folge einer bestimmten Ernährungsart anzusehen, die höchstwahrscheinlich als mikrophag anzunehmen ist.

Daraus darf aber keinesfalls der Schluß abgeleitet werden, daß schon die mikrophage Nahrungsweise allein den Verlust der Tentakel zur Folge hat, da wir eine größere Zahl abyssaler Dibranchiaten kennen, bei denen die Tentakel die Hauptrolle unter den Armen spielen, während die übrigen Arme und zwar besonders die dorsal von den Tentakeln gelegenen Arme rudimentär geworden sind, wie dies die Gattungen Corynomma, Bathothauma (Fig. 12), Sandalops, Teuthowenia, Crystalloteuthis, Cranchia, Liocranchia, Toxeuma, Galiteuthis usw. zeigen. Auch bei den Chiroteuthiden ist eine Reduktion der dorsalen Arme zu beobachten, aber bei dieser Gruppe sind auch noch die Ventralarme vergrößert (bei Chiroteuthis und Chirothauma sowie bei der unter dem Namen Doratopsis beschriebenen angeblichen Jugendform (?) der Chiroteuthiden, von der noch später die Rede sein wird).

Auf jeden Fall ist sowohl der Verlust der Tentakeln bei der ersten Gruppe der abyssalen Dibranchiaten wie die Reduktion aller Armpaare mit Ausnahme der Tentakeln und eventuell auch mit

---

mit rudimentären Tentakeln zu nennen. L. Joubin sagt (l. c., 1900, p. 53): „Les tentacules manquent absolument, leur base a été arrachée dès l'insertion.“ Die Stummel der Tentakel hatten 2—3 cm im Durchmesser. Dagegen ist Pfeffer der Meinung, daß es zweifelhaft sei, ob die Tentakel dieser Art fehlen; auch ich möchte es für fraglich halten, ob der Verlust nicht vielleicht auf die Rechnung des schlechten Erhaltungszustandes zu setzen ist. Cucioteuthis gehört zu den Enoploteuthiden.

Ausnahme des ventralen Armpaares bei der zweiten Gruppe der abyssalen Dibranchiaten als eine Folgeerscheinung einer bestimmten Ernährungsart anzusehen, die von der Ernährungsart der übrigen Dibranchiaten in den höheren und tieferen Schichten des Meeres verschieden sein muß.

Über die Natur des Futters dieser Tiefseecephalopoden sind wir leider nur auf Vermutungen angewiesen; wahrscheinlich besteht die Nahrung aus kleinen Crustaceen und vielleicht auch aus kleinen Fischen; einzelne Formen bevorzugen möglicherweise Pteropodennahrung wie Lycoteuthis diadema. Daß die Hauptmasse der Tiefseecephalopoden mikrophag sein dürfte, geht zunächst aus der relativ sehr geringen Körpergröße der bisher bekannten Arten hervor, dann aber auch aus der Körperform, welche auf eine stark verminderte Bewegungsfähigkeit im Vergleiche mit den schnellschwimmenden Hochseeräubern wie Loligo, Ommatostrephes, Illex, Gonatus, Stenoteuthis, Architeuthis usw. hinweist, ferner aus der weitgehenden Reduktion der Muskulatur bei den Tiefseedibranchiaten, welche schließlich bis zu einer glasartig-gallertigen, durchsichtigen Konsistenz des Körpers führt, und endlich aus den Reduktionserscheinungen, welche sich im Armapparat geltend machen.

Durch diese Reduktionserscheinungen des Armapparates erhalten derartig spezialisierte Tiefseecephalopoden

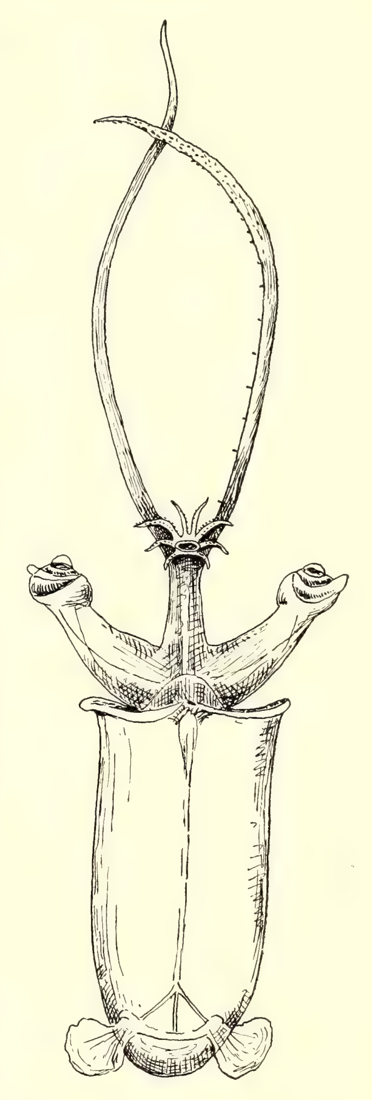


Fig. 12. Bathothauma lyromma, Chun, 1910. ($^3/_4$ nat. Gr.) Weibchen. — Ansicht von der Dorsalseite. — Nach C. Chun (l. c., 1910, Taf. LVIII, Fig. 7). — Am 9. Okt. 1903 West von Cap Verden im Guineastrom gefischt; das Vertikalnetz war bis 3000 m versenkt worden. — Arme reduziert, Tentakel lang, Augen gestielt, Terminalflossen getrennt. — Eigentümlicher Stützpunkt der Flossen. — Körper transparent. — Bathypelagisch, planktonisch.

eine auffallende Ähnlichkeit mit Larven nektopelagischer Dibranchiaten. Der Armapparat solcher Larven ist fast immer dadurch gekennzeichnet, daß die Arme kurz sind und nur eine geringe Zahl von Saugnäpfen tragen; niemals sind bei Larven Fanghaken ausgebildet.

Zweifellos sind die Larven der im erwachsenen Zustande makrophagen, schnellschwimmenden Hochseedibranchiaten nicht makrophag, sondern mikrophag.

Wir werden daher kaum fehlgehen, wenn wir die Spezialisation des Armapparates bei den Tiefseedibranchiaten, soweit sie mit den Larvenzuständen der nektopelagischen Oegopsiden eine auffallende Ähnlichkeit besitzen, als konvergente Anpassungen an die mikrophage Nahrungsweise betrachten.

Die sogenannten „larvalen" Zustände des Armapparates vieler erwachsener Tiefseeoegopsiden sind aber nicht etwa in der Weise zustande gekommen, daß der Armapparat dieser Formen auf der Larvenstufe in Gestalt einer Entwicklungshemmung stehen blieb, sondern diese Ähnlichkeiten sind sekundär und bedingt durch die Rückkehr zur mikrophagen Lebensweise nach Durchlaufung einer makrophagen phylogenetischen Vorstufe.

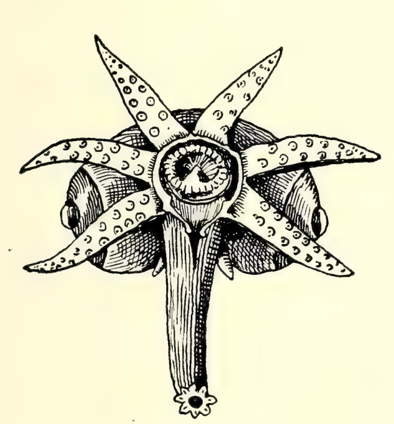
Daß eine solche Vorstufe von den Gattungen Corynomma, Bathothauma, Sandalops, Teuthowenia, Crystalloteuthis, Cranchia, Liocranchia, Toxeuma, Galiteuthis usw. durchlaufen wurde, beweist in schlagender Weise das Vorhandensein von Tentakeln bei den genannten Gattungen, die sich jedoch in der Reduktion der Keule und der Ausbildung zahlreicher, aber sehr kleiner Saugnäpfe sehr bestimmt von den typischen Tentakelformen der makrophagen Hochseeoegopsiden unterscheiden.

Derartige fadenförmige Tentakel finden sich niemals bei den Larven makrophager, nektopelagischer Oegopsiden und sind daher ein zwingender Beweis für die Abstammung von makrophagen Vorfahren, die sekundär mikrophag geworden sind und ein neuer Beweis für die Irreversibilität der Entwicklung.

Eine sehr merkwürdige und unter allen Cephalopoden einzig dastehende Spezialisation des Armapparates zeigen die Larven der Ommatostrephiden, welche unter dem Namen Rhynchoteuthion (= Rhynchoteuthis, nom. praeocc.) beschrieben worden sind.

Bei den jüngsten Larvenstadien dieser nektopelagischen und im erwachsenen Zustande makrophagen Gattungen sind die beiden Tentakel der ganzen Länge nach miteinander zu einem Rüssel ver-

schmolzen, der fleischig und sehr kontraktil ist. Dieser Rüssel ist von einer Röhre durchzogen; wenigstens lassen die Abbildungen und die Beschreibung dieser merkwürdigen Larvenformen kaum eine andere Deutung zu. Im Laufe der ontogenetischen Entwicklung tritt an der Basis des Rüssels eine Spaltung ein, die sich nach oben erweitert und schließlich wieder zu einer Trennung der beiden Tentakel führt. Solange die Tentakel miteinander vereinigt sind, trägt das Rüsselende um eine zentral gelegene Öffnung einen Kranz kleiner Saugnäpfe.



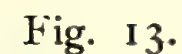


Fig. 13.

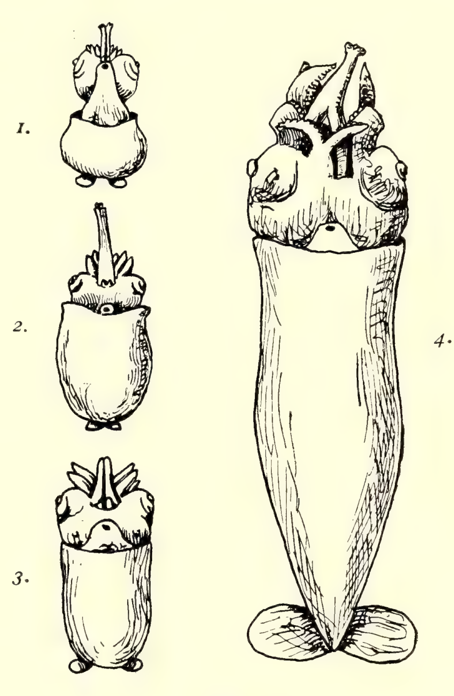


Fig. 14.

Fig. 13. Rhynchoteuthion-Stadium einer Ommatostrephidenlarve. (Ca. 18 mal vergr.) Kopf und Armapparat der ältesten von C. Chun untersuchten Larve. — Nach C. Chun (l. c., Taf. XXIX, Fig. 2).

Fig. 14. Jugendformen („Rhynchoteuthion") von Stenoteuthis. Nach G. Pfeffer (l. c., 1912, Taf. XVXVII).
Fig. 1 (Taf. XXXVII, Fig. 8). — Atlantischer Ozean (6 mal vergr.).
Fig. 2 (Taf. XXXVII, Fig. 9). — Atlantischer Ozean (6 mal vergr.).
Fig. 3 (Taf. XXXVII, Fig. 10). — Atlantischer Ozean (6 mal vergr.).
Fig. 4 (Taf. XXXVII, Fig. 11). — Messina (6 mal vergr.).
Die Tentakeln sind bei der Jugendform zu einem sehr kontraktilen Rüssel verschmolzen, der sich später (Stadium 4) an der Basis von neuem spaltet; die wieder sekundär frei gewordenen Tentakel des erwachsenen Tieres unterscheiden sich jedoch von primär freien Tentakeln anderer Dibranchiaten durch eine weitgehende Asymmetrie der Keulenabschnitte.

Über die Funktion dieses eigenartigen Rüssels der Ommatostrephidenlarven fehlt freilich bis jetzt jede direkte Beobachtung; es handelt sich jedoch höchstwahrscheinlich um eine Vorrichtung,

welche eine ähnliche Funktion wie die Röhrenschnauze verschiedener Fische wie des Hippocampus und anderer Syngnathiden, der Aulostomatiden, Fistulariiden, Centrisciden, Amphysiliden, Solenostomiden, Pegasiden und Mormyriden besitzt und als Pipette dient. Würde der Rüssel nicht durchbohrt sein, so wäre vielleicht die Deutung dieses Apparates als ein Haftorgan an irgendwelche größere Objekte möglich; so aber scheint mir die Erklärung des Rüssels als eine Pipette zur Aufnahme sehr kleiner Organismen am wahrscheinlichsten.

Die sekundär frei gewordenen Tentakel der erwachsenen Ommatostrephiden unterscheiden sich von den primär freien durch eine weitgehende Asymmetrie der Keulenabschnitte — ein weiteres Beispiel für die Irreversibiliät der Entwicklung. —

2. Die Feinde der lebenden Dibranchiaten.

Die weichkörperigen Dibranchiaten bilden ein wichtiges Nahrungsmittel zahlreicher mariner Raubtiere aus den verschiedensten Tiergruppen.

Fische, Meeresschildkröten, Meeresvögel[1]), Robben und Wale vernichten ungeheuere Mengen von Dibranchiaten und richten namentlich unter den schwarmweise lebenden Arten gewaltige Verheerungen an. Auch die großen Medusen machen Jagd auf Dibranchiaten, so daß dieselben als Futtertiere der Meeresräuber eine ungemein wichtige Rolle spielen.

Wenn an der Ostküste Nordamerikas die ungeheueren Schwärme von Thysanopoda norvegica an der Meeresoberfläche erscheinen, so treten fast gleichzeitig große Heringsschulen auf, die sich in die Bay of Fundy hineinziehen; ihnen folgen die Schwärme von Illex illecebrosus und diesen die zahllosen Mengen des Kabeljaus (Gadus morrhua), der nicht nur unter den Heringen, sondern auch unter den Illex-Schwärmen furchtbar aufräumt. Zu den gefährlichsten Feinden der Dibranchiaten gehören die Thunfische und die Delphine; viele Zahnwale sind zu ausschließlichen Dibranchiatenfressern geworden wie die Physeteriden (Physeter und Kogia) und alle Ziphiiden (Hyperoodon, Ziphius, Berardius, Mesoplodon); die stete Aufnahme

1) C. Chun fand auf der Insel St. Paul den Boden eines Pinguinplatzes mit ausgespieenen Sepienschnäbeln dicht besät. Derartige Beobachtungen sind für die Beurteilung des massenhaften Vorkommens gewisser fossiler Tiere an bestimmten Fundorten sehr lehrreich.

ausschließlich weichkörperiger Nahrungstiere hat bei diesen Formen zu einer weitgehenden Reduktion des Gebisses geführt, die auch bei den teuthophag gewordenen Delphinen (z. B. bei Grampus griseus) eingetreten ist.

Zu verschiedenen Malen sind in den Mägen von Fischen und Walen Cephalopoden angetroffen worden, die entweder früher überhaupt unbekannt oder nur in wenigen Exemplaren vertreten waren; in dieser Richtung haben besonders die vom Fürsten von Monaco veranstalteten Fahrten im Mittelmeere und im Atlantik sehr wertvolle Erweiterungen unserer Kenntnisse von den Dibranchiaten gebracht. In zwei Fällen war das Ergebnis der Magenöffnung von Walen besonders reich:

I. Mageninhalt eines Physeter macrocephalus, gefangen am 1. Juli 1895, Stat. 588:

Cucioteuthis Molinae
Ancistrocheirus Lesueuri
Lepidoteuthis Grimaldi
Histioteuthis Collinsi
Histioteuthis spec.
Architeuthis physeteris
Architeuthis spec.

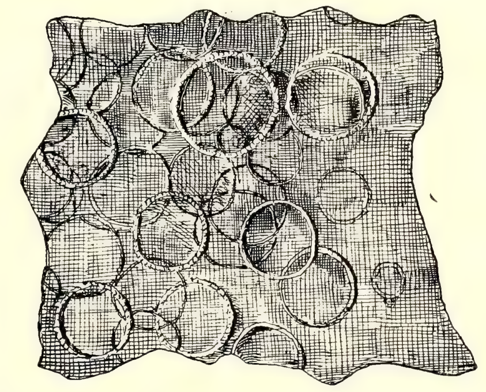


Fig. 15. Hautstück eines Pottwals (Physeter macrocephalus) mit den Eindrücken der Saugnäpfe eines Kraken (Architeuthis dux), in $^1/_2$ nat. Gr. — Der frisch erlegte Wal wurde am 15. Aug. 1903 vom „Michael Sars“ im Mofjord an der Ostküste Islands angetroffen. — (Nach J. Murray und J. Hjort, The Depths of the Ocean, 1912, p. 653, Fig. 486).

II. Mageninhalt eines Delphinus delphis, gefangen am 6. Sept. 1893, Stat. 360:

Ctenopteryx siculus
Chiroteuthis Veranyi
Pyroteuthis margaritifera
Heteroteuthis dispar
Onychoteuthis Lichtensteini
Loligo spec.?
Ommatostrephes spec.?
verschiedene unbestimmbare Reste.

Die folgende Liste, welche keinen Anspruch auf Vollständigkeit erheben kann, enthält eine Aufzählung jener Dibranchiatenarten, welche in einem noch bestimmbaren Zustand in den Mägen erlegter Fische, Vögel, Robben und Wale aufgefunden wurden:

Folgende Dibranchiatenarten:	wurden in den Mägen folgender Raubtiere gefunden:	Literaturnachweise[1]):
Abraliopsis spec.. . . .	Coloconger raniceps . .	C. Chun, 1910, p. 3[2]).
Ancistrocheirus Lesueuri	Physeter macrocephalus	L. Joubin, 1910, p. 123.
Architeuthis dux . . .	,, ,,	J. Murray und J. Hjort, p. 651[3]).

1) Die Abkürzungen beziehen sich auf folgende Abhandlungen:

L. Joubin, 1894 = L. Joubin: Notes sur les Céphalopodes recueillis dans l'estomac d'un Dauphin de la Mediterranée. Bull. Soc. Zool. France, 1894, T. XIX, p. 61.

L. Joubin, 1895 = L. Joubin: Contribution a l'Étude des Céphalopodes de l'Atlantique Nord. Résultats des Campagnes scientifiques acc. sur son Yacht par Albert I. etc., Fasc. IX. Monaco 1895.

L. Joubin, 1900 = L. Joubin: Céphalopodes provenant des Campagnes de la Princesse Alice (1891—1897). Ibidem, Fasc. XVII. Monaco 1900.

A. E. Verrill = A. E. Verrill: The Cephalopods of the North-Eastern Coast of America. Transactions of the Connecticut Academy, Vol. V, 1880—1881.

C. Chun, 1910 = C. Chun: Die Cephalopoden. Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition m. d. Dampfer „Valdivia" 1898—1899, Bd. XVIII, 1910.

G. Pfeffer, 1912 = G. Pfeffer: Die Cephalopoden der Plankton-Expedition. Ergebnisse der Plankton-Exped. d. Humboldt-Stiftung, Bd. II, F. a., 1912. (Bezüglich der Synonyme habe ich mich an die Monographie Pfeffers gehalten.)

J. Murray and J. Hjort = J. Murray and J. Hjort: The Depths of the Ocean, London 1912.

F. Doflein: Das Tier als Glied des Naturganzen. (Hesse-Doflein: Tierbau und Tierleben, Bd. II, 1914).

2) Auf der „Valdivia"-Expedition wurden bei Station 265 in 628 m Tiefe in einem Exemplar von Coloconger raticeps, einem typisch benthonischen Aal, halbverdaute Reste von Abraliopsis gefunden (C. Chun: l. c., p. 3).

3) J. Hjort hatte Gelegenheit, einen eben erlegten Pottwal am 15. August 1913 im Mofjord auf Island zu untersuchen. Die Haut zeigte zahlreiche Verletzungen, welche J. Hjort als die Spuren des Kampfes mit einem Kraken betrachtete, der schließlich dem Pottwal zum Opfer fiel. Der Harpunier erzählte, daß der Wal im Todeskampfe einen Krakenarm von 6 m Länge ausgespien hatte; J. Hjort fand bei der Untersuchung des Rachens einen Tentakelrest mit einem Durchmesser von 17 cm, der einem Architeuthis dux gehörte. Auf der Haut waren deutliche Eindrücke der Saugnäpfe zu sehen (vgl. Fig. 15), deren größter 27 cm im Durchmesser erreichte. Dagegen kann ich Hjorts Ansicht nicht teilen, soweit dies die Deutung der tiefen, parallelen Streifen auf dem Unterkiefer betrifft; Hjort hat auch diese für Kampfverletzungen angesehen, die von den Saugnäpfen des Kraken herrühren. Ich habe 1912 (Grundzüge der Paläobiologie, p. 592) gezeigt, daß Verletzungen dieser Art auf Kämpfe zwischen Artgenossen zurückgehen, welche mitunter furchtbare Schlachten untereinander austragen und sich gegenseitig sehr schwere Verletzungen beibringen.

Folgende Dibranchiaten-arten:	wurden in den Mägen folgender Raubtiere gefunden:	Literaturnachweise:
Architeuthis physeteris	Physeter macrocephalus	L. Joubin, 1900, p. 123.
,, princeps .	,, ,,	A. E. Verrill, p. 187.
Chiroteuthis Veranyi .	Delphinus delphis . . .	L. Joubin, 1900, p. 121.
Ctenopteryx siculus . .	Delphinus delphis . . .	Ders., 1900, p. 121.
Cucioteuthis Molinae . .	Physeter macrocephalus	Ders., 1900, p. 123.
,, ,, . .	Delphinus delphis . . .	Ders., 1900, p. 51.
Doratopsis vermicularis	Thunnus alalonga . . .	Ders., 1900, p. 95.
Eledone moschata . . .	Acanthias spec.	C. J. Cori, brieflich.
,, ,, . . .	Mustelus spec.	do.
,, ,, . . .	Torpedo spec.	do.
,, ,, . . .	Raja clavata	do.
,, ,, . . .	Merlucius spec.	do.
Entomopsis Alicei . . .	Thunnus alalonga . . .	L. Joubin, 1900, p. 92.
Galiteuthis Suhmii . .	,, ,, . . .	Ders., 1900, p. 55.
Gonatus Fabricii . . .	Cystophora cristata . .	G. Pfeffer, p. 798[1].
,, ,, . . .	Gadus morrhua.	A. E. Verrill, p. 292.
,, ,, . . .	,, virens	Ders., p. 292.
,, ,, . . .	Hyperoodon rostratum[2]	J. Murray und J. Hjort, p. 650.
Heteroteuthis dispar . .	Delphinus delphis . . .	L. Joubin, 1900, p. 121.
Histioteuthis Collinsi . .	Plagiodus ferox	A. E. Verrill, p. 238.
,, ,, . .	Physeter macrocephalus	L. Joubin, 1900, p. 98.
Illex illecebrosus . . .	Gadus morrhua	A. E. Verrill, p. 283.
Lepidoteuthis Grimaldi	Physeter macrocephalus	L. Joubin, 1900, p. 123.
,, ,,	Grampus griseus . . .	Ders., 1900 p. 70.
Loligo Pealei	Gadus morrhua	A. E. Verrill, p. 321[3].
,, ,, ...	Scomber scombrus . .	Ders., p. 321.
,, ,, ...	Lampris luna	Ders., p. 323.
,, ,, ...	Micropterus spec. . . .	Ders., p. 323.
,, ,, ...	Tautoga spec.	Ders., p. 323.

1) Hentschel fand im Magen einer einzigen Klappmützenrobbe über 100 Exemplare dieser Oegopsidenart, wie G. Pfeffer mitteilt.

2) Gonatus Fabricii scheint die Hauptnahrung des Döglings (,,Bottle-Nose-Whale") zu bilden; er bevölkert in ungeheueren Mengen die sogenannten ,,Bottle-Nose-Grounds" in der Norwegischen See. J. Hjort führt an, daß sich in dem Magen erlegter Döglinge zwar sehr häufig Reste von Gonatus Fabricii finden, aber merkwürdigerweise niemals Ommatostrephes todarus.

3) ,,It is known to be a very important element in the food-supply of the blue fish, tautog, sea-bass, striped bass, weak-fish, kingfish, and many other of our larger market fishes." A. E. Verrill führt weiter an (p. 321), daß die jungen Loligo Pealei in ungeheueren Mengen von den verschiedensten Fischen, aber auch von erwachsenen Individuen derselben Art, ferner von großen Medusen und vielen anderen marinen Raubtieren verzehrt werden.

Folgende Dibranchiaten-arten:	wurden in den Mägen folgender Raubtiere gefunden:	Literaturnachweise:
Loligo spec.	Scyllium spec.	F. Doflein, p. 132.
,, ,, ...	Lamna spec.	do.
,, ,, ...	Acanthias spec.	do.
,, ,, ...	Carcharias spec.	do.
Loligo vulgaris	Delphinus delphis . . .	L. Joubin, 1894, p. 61.
Lycoteuthis diadema . .	,, ,, . . .	G. Pfeffer, p. 798.
Octopus obesus	Hippoglossus vulgaris .	A. E. Verrill, p. 380.
Octopus spec.	Scyllium spec.	F. Doflein, p. 132.
,, ,, ...	Lamna spec.	do.
,, ,, ...	Acanthias spec.	do.
,, ,, ...	Carcharias spec.	do.
Ocythoe tuberculata . .	Grampus griseus . . .	L. Joubin, 1900, p. 26.
Ommatostrephes spec. .	Polyprion cernium . . .	Ders., 1900, p. 31.
,, ,, .	Thunnus alalonga . . .	Ders., 1900, p. 125.
,, ,, .	Delphinus delphis . . .	Ders., 1900, p. 121.
,, ,, .	Grampus griseus . . .	Ders., 1900, p. 45.
Onychoteuthis Lichtensteini	Delphinus delphis . . .	Ders., 1900, p. 121.
Pyroteuthis margaritifera	,, ,, ...	Ders., 1900, p. 50.
Rossia spec.	Halosauropsis macrochir[1]	L. Joubin, 1895, p. 29.
Sepia officinalis	Acanthias spec.	C. I. Cori, brieflich.
,, ,, ...	Mustelus spec..	do.
,, ,, ...	Torpedo spec.	do.
,, ,, ...	Raja clavata	do.
,, ,, ...	Merlucius spec.	do.
,, ,, ...	Delphinus delphis . . .	do.
Sepia spec.	Centrophorus squamosus	L. Joubin, 1900, p. 43.
Sepiola atlantica . . .	Acanthias vulgaris . . .	Ders., 1900, p. 40.
,, spec.	Mustelus spec.	C. I. Cori, brieflich.
,, ,, ...	Torpedo spec.	do.
,, ,, ...	Raja clavata	do.
,, ,, ...	Merlucius spec.	do.
Stenoteuthis pteropus .	Gadus spec..	A. E. Verrill, p. 286.
,, ,,	Plagiodus ferox	Ders., p. 193.
Taonius pavo	Diomedea fuliginosa[2] .	C. Chun, 1910, p. 366.
Taonius Richardi . . .	Thunnus alalonga . . .	L. Joubin, 1895, p. 47.

---

1) Das Exemplar von Halosauropsis macrochir, in dem sich eine Rossia spec. fand, wurde südlich von Flores (Azoren) in 1372 m Tiefe im Jahre 1888 gefangen.

2) An der antarktischen Eiskante wurde unter 58°52' südl. Br. und 43° L. ein grauer Albatros (Diomedea fuliginosa) erlegt, in dessen Magen sich ein Exemplar von Taonius spec. fand, das nach C. Chun höchstwahrscheinlich mit T. pavo identisch ist. Dieser Fund ist von großem zoogeographischem Interesse.

Folgende Dibranchiaten-arten:	wurden in den Mägen folgender Raubtiere gefunden:	Literaturnachweise:
Teleoteuthis Caroli . . .	Thunnus alalonga . . .	L. Joubin, 1900, p. 64.
Tetronychoteuthis Dussumieri	Delphinus delphis . . .	G. Pfeffer, 1912, p. 798.
Todarodes sagittatus . .	Delphinus delphis . . .	L. Joubin, 1895, p. 55.
,, ,,	Thunnus alalonga . . .	Ders., 1985, p. 32, 55.
Tracheloteuthis Guernei	Thunnus alalonga . . .	Ders., 1895, p. 55, 35.
Tremoctopus hyalinus .	Thunnus alalonga . . .	Ders., 1900, p. 10, 27.

IV. Der Aufenthaltsort der lebenden Dibranchiaten.

A. Die direkte Beobachtung als Weg zur Ermittlung des Aufenthaltsortes der lebenden Dibranchiaten.

I. Die Beobachtung des lebenden Tieres in der Freiheit.

Das sicherste Mittel zur Erforschung der Lebensweise bleibt stets die Beobachtung des lebenden Tieres in seiner gewohnten Umgebung und unter den normalen Lebensbedingungen.

Diese Beobachtung ist vor allem bei jenen Arten möglich, welche in geringer Tiefe und in unmittelbarer Nähe der Küste leben, wie z. B. bei Sepia officinalis oder Octopus vulgaris.

Aber auch bei jenen Arten, welche zu bestimmten Zeiten des Jahres in großen Schwärmen an der Meeresoberfläche auftreten und im allgemeinen eine pelagische Lebensweise führen, lassen sich wertvolle Beobachtungen über das Freileben des Tieres anstellen, wie z. B. bei Loligo vulgaris, Loligo Pealei, Illex illecebrosus oder Stenoteuthis Bartrami.

Die Möglichkeit, freilebende Cephalopoden unter ihren normalen Lebenbedingungen beobachten zu können, ist aber verhältnismäßig sehr gering und wir würden uns über die Lebensgewohnheiten der überwiegenden Mehrzahl der lebenden Cephalopoden durchaus im Unklaren befinden, wenn uns nicht noch andere Wege zur Ermittlung der Lebensweise zur Verfügung stehen würden.

II. Die Beobachtung des lebenden Tieres im Aquarium.

Eine größere Anzahl littoraler und in geringer Tiefe lebender Arten gelangt in die Schleppnetze der Fischer und kann längere Zeit hindurch im Aquarium unter Bedingungen beobachtet werden,

die sich von den natürlichen Lebensbedingungen nicht allzu weit entfernen. Diese Aquariumbeobachtungen sind teils wertvolle Ergänzungen der Beobachtungen am freilebenden Tiere, teils ermöglichen sie die Feststellung bestimmter Gewohnheiten und der verschiedenen Bewegungsarten der gefangenen Tiere, über welche uns Studien am freilebenden Tiere überhaupt unmöglich sind.

III. Fänge mit sorgfältiger Vermeidung aller Fehlerquellen.

Die weitaus größte Mehrzahl der bisher bekannten Cephalopoden ist durch die in den letzten Jahrzehnten veranstalteten Hochsee- und Tiefsee-Expeditionen zu unserer Kenntnis gelangt. Daß wir noch weit davon entfernt sind, eine erschöpfende Kenntnis der lebenden Cephalopoden zu besitzen, geht schon daraus hervor, daß uns jede der neueren, großen Expeditionen wie die Valdivia-Expedition, die Plankton-Expedition, die Fahrten der „Alice" usw. eine Fülle neuer und sehr merkwürdiger Formen kennen gelehrt hat, von denen im Jahre 1912 ungefähr 60 % nur in einem einzigen Exemplare bekannt waren (z. B. 80 von 130 Oegopsiden-Arten).

Die meisten Fänge waren Vertikalnetzfänge oder Oberflächenfänge; nur eine geringe Zahl ist mit dem Schließnetz erbeutet worden. Auch die Schleppnetzfänge haben eine stattliche Zahl von Exemplaren geliefert. Seitdem man begonnen hat, den Mageninhalt verschiedener Raubfische, Wale, Robben und mariner Vögel sorgfältig zu untersuchen, ist eine große Zahl von zum Teil sehr seltenen Arten auf diese Weise bekannt geworden.

In den meisten Fällen bergen jedoch die Fangmethoden so viele Fehlerquellen, daß aus ihnen nur mit großer Vorsicht Schlüsse auf die Lebensweise, bzw. auf den Wohnort der erbeuteten Arten gezogen werden dürfen.

Vor allem kann uns ein Fang mit dem Vertikalnetz[1]) keinen absolut genauen und zuverlässigen Aufschluß über

---

1) Dasselbe gilt für das Grundnetz, da beim Aufziehen desselben auch die Tiere aller Wasserschichten bis zu den Oberflächentieren in das Netz gelangen können. Wenn wir dagegen aus direkter Beobachtung oder auf dem Wege der ethologischen Analyse für eine Art sicher festgestellt haben, daß sie ein Bodenbewohner ist, so werden die Fänge einzelner Individuen mit dem Grundnetz zu wichtigen und zuverlässigen Aufschlüssen über die Tiefe, bis zu der diese Art hinabgeht. Sichere Aufschlüsse über die Tiefe des Wohnortes kann uns also das Grundnetz nur in den Fällen brlngen, in denen es sich um benthonische Formen handelt.

die Tiefe geben, in welcher die Tiere in das Netz gelangten. Eine Ausnahme (nach G. Pfeffer die einzige!) bildet z. B. der Schließnetzfang in der Sargassosee in 2000—2200 m Tiefe (J. N. 122 der Planktonfahrt). Die Unzuverlässigkeit der Tiefenangaben bei Vertikalnetzfängen beruht darauf, daß bei geöffnetem Netz neben den in großen Tiefen gefangenen Tieren auch Bewohner der oberen Wasserschichten beim Hinablassen und Aufziehen in das Netz gelangen. Daher kommt auch, worauf schon G. Pfeffer (l. c., p. 204) hinwies, den Tiefenangaben der Challenger-Expedition, welche nur mit Vertikalnetzen und nicht mit Schließnetzen fischte, keine Beweiskraft zu. Wenn somit auch ein einzelner Vertikalfang über den normalen Aufenthaltsort einer aus diesem Fange bekannten Art keinen zuverlässigen Aufschluß geben kann, so ändert sich die Sachlage, wenn eine größere Anzahl von Tiefenfängen immer wieder dieselbe Art zutage fördert, während Fänge aus den oberen Wasserschichten diese Art nicht enthalten. Treten in wiederholten Vertikalnetzfängen, die bis in große Tiefen hinabreichten, immer wieder dieselben oder doch nahe verwandte Arten auf, so wächst mit jeder neuen Beobachtung die Wahrscheinlichkeit, daß diese Arten eine abyssale Lebensweise führen[1]).

Ein Hilfsmittel zur Unterscheidung abyssaler und pelagischer Typen besteht bis zu einem gewissen Grade in dem Vergleiche der Fänge aus alter Zeit mit jenen aus den letzten Jahren. In früherer Zeit fehlten noch die Einrichtungen, um in sehr großen Tiefen Fänge auszuführen und daher stammen die aus älterer Zeit in die Museen gelangten Tiere aus den oberen Wasserschichten. Ein Vergleich zeigt nun, daß die Sammlungen aus älterer Zeit hauptsächlich fleischige, muskulöse Cephalopoden-Arten enthalten, während in den Listen der modernen Tiefsee-Expeditionen die gallertigen, muskelschwachen, purpurfarbigen Formen überwiegen, ebenso wie die Mehrzahl der Arten mit Leuchtorganen erst durch die Expeditionen der letzten Jahre bekannt geworden ist.

Aber auch reine Oberflächenfänge geben uns nur in rohen Umrissen einen Aufschluß über den normalen Aufenthaltsort der gefangenen Tiere. Sehr häufig gelangen abyssale Formen in totem

1) Z. B. für Cirroteuthis megaptera, Mastigoteuthis Grimaldi, Mastigoteuthis dentata, Benthoteuthis megalops, Spirula, Octopodoteuthis sicula, Alloposus mollis usw.

oder sterbendem, aber auch in noch lebendem Zustand an die Meeresoberfläche und kommen so in die Oberflächenfänge. Einzelne Gebiete, wie die Straße von Messina, sind dadurch berühmt, daß abyssale Formen in dieser Region verhältnismäßig häufig an der Meeresoberfläche treibend gefunden werden, wohin sie durch aufsteigende Strömungen gebracht werden. Der Fang eines Cephalopoden an der Meeresoberfläche beweist also an und für sich noch gar nicht, daß die betreffende Art in den oberen Schichten zu Hause ist. Es hat lange gedauert, bis Spirula als eine bathypelagische Form erkannt worden ist[1]), und noch heute werden viele Oegopsiden als Bewohner der oberen Wasserschichten angesehen, obwohl sie höchstwahrscheinlich tiefere Regionen des Meeres bewohnen.

Aus demselben Grunde ist auch der Fund von Cephalopoden in den Mägen von Meeresvögeln, Robben, Walen und pelagischen Fischen kein Beweis für den normalen Aufenthaltsort der gefressenen Formen. Man hat zwar die Wale vielfach als Tiefentaucher angesehen und W. Kükenthal hat die Meinung vertreten, daß sie bis zu 1000 m Tiefe tauchen können[2]), aber E. Racovitza hat dieser Auffassung mit guten Gründen widersprochen[3]) und wahrscheinlich gemacht, daß die Wale nicht bis in so großen Tiefe tauchen können[4]), wie dies von W. Kükenthal angenommen wird. Der Fund eines Cephalopoden in dem Magen eines Pottwals, Döglings, Delphins usw. kann somit nicht als Beweis dafür angesehen werden, daß ihn der Wal aus sehr großen Tiefen geholt hat[5]).

---

1) Th. H. Huxley and P. Pelseneer. Report on Spirula. Rep. Scient. Res. Explor. Voyage of H. M. S. Challenger, during the years 1872—1876. Appendix Zool., Part. 83.

C. Chun: Spirula australis Lam. — Berichte der Math.-phys. Klasse der Sächs. Ges. d. Wiss. 1910, Bd. LXII, p. 171.

2) W. Kükenthal: Die Wale der Arktis. Fauna Arctica 1900, p. 197.

3) E. Racovitza: Cétacés. Expedition Antarctique Belge. Antwerpen 1902, p. 17.

Derselbe: A Summary of General Observations on the Spouting and Movements of Whales. Smithsonian Report for 1903. Washington 1904, p. 643: „I do not believe that this depth can ever be attained by these animals; on the contrary, I believe that they can not exceed a maximum depth of 100 meters (328 feet).“

4) K. Moebius: Über den Fang und die Verwertung der Walfische in Japan. Sitzungsber. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wissensch. Berlin 1893, p. 1053.

5) Die meisten Forscher nehmen an, daß sich der Pottwal seine Nahrung in großen Tiefen holt, aber die ganze Organisation des Pottwals (Physeter macrocephalus) wie aller Wale überhaupt scheint dafür zu sprechen, daß er höchstens bis in eine Tiefe von 100 m zu tauchen vermag. Daß der Pottwal mitunter seine

Es gibt aber einige Fälle, in denen uns der Fund eines Cephalopoden in dem Magen eines Raubtieres doch einen Aufschluß über seinen Aufenthaltsort zu geben vermag. Wenn nämlich ein Cephalopode, der gewöhnlich in Tiefenfängen erscheint, im Magen eines Fisches gefunden wird, dessen Organisation von den pelagischen Fischen abweicht und der z. B. in der Körperform, in der Konsistenz und Farbe des Körpers, im Vorhandensein von Leuchtorganen usw. alle Merkmale eines abyssalen Fisches besitzt und der überdies in großer Tiefe gefangen wurde, so treffen so viele Beweise für die Tiefseenatur dieses Cephalopoden zusammen, daß wir berechtigt sind, ihn für eine abyssale Form zu erklären.

So ist z. B. im Jahre 1888 südlich von Flores (Azoren) ein Exemplar von Halosauropsis macrochir in 1372 m Tiefe gefangen worden, in dessen Magen ein Exemplar von Rossia spec. lag. Dieser Fisch ist bisher nur aus Vertikalfängen bekannt, die in große Tiefen hinabreichten und erweist sich in allen anatomischen und physiologischen Merkmalen als eine echte Tiefenform. Nach der Zusammenstellung von A. Brauer[1]) ist Halosauropsis macrochir nur aus der Tiefe von 1183—2622 m bekannt. Somit berechtigt uns der Fund einer Rossia spec. im Magen eines Exemplares dieser Tiefseefischart zu der Schlußfolgerung, daß Rossia spec. (die Art war leider unbestimmbar) bis in den Lebensraum von Halosauropsis macrochir hinabreicht.

Ein zweiter derartiger Fall, der beweist, daß die Gattung Sepia in viel größere Tiefen hinabgeht, als gewöhnlich angenommen wird, ist ein Fund von Sepia spec. indet. im Magen eines echten Tiefseehaies, des Centrophorus squamosus[2]), welcher eine Region zwischen 390—750 m bewohnt[3]).

Beute an der Meeresoberfläche fängt, ist beobachtet worden, aber es ist auch sicher, daß wenigstens die oberen Meeresschichten gleichfalls zu seinen Jagdgründen gehören.

J. Y. Buchanan (The Oceanographical Museum at Monaco. Nature, London, November 3, 1910, p. 10) sagt darüber: „It has been observed that the cachalot sometimes takes its prey to the surface and swallows it there. Is this accidental or habitual?"

„It is certain that the Cachalot finds its prey in water of considerable depth. When it has seized it, can it swallow in situ, in a medium of water under very high pressure?"

1) A. Brauer: Die Tiefseefische. Wiss. Ergebnisse d. Deutschen Tiefsee-Expedition m. d. Dampfer „Valdivia" 1898—1899, 1908, Bd. XV, p. 366ff.

2) L. Joubin: l. c., 1900, p. 43.

3) A. Brauer: l. c., p. 366.

J. Murray und J. Hjort: The Depths of the Ocean. London 1912, p. 292.

Der Fund einer Sepia im Magen eines Tiefseefisches ist gewiß sehr überraschend; leider wird nicht berichtet, ob die Konsistenz des Körpers von jener der im Seichtwasser des Littorals lebenden Arten verschieden war, wie bei einer abyssalen Form zu erwarten steht und wie dies auch bei jenen Rossia-Arten der Fall ist, welche größere Tiefen bewohnen. Dieser Vergleich zwischen der Körperkonsistenz der Cephalopoden aus verschiedenen Meerestiefen führt uns jedoch zu der Frage nach den indirekten Beweisen für ihre Lebensweise.

B. Indirekte Beweise.

I. Die Beziehung zwischen der Konsistenz des Körpers und dem Aufenthalt in verschiedener Meerestiefe.

A. Körper sehr muskulös, prall, beschuppt[1]).
Beispiel: Lepidoteuthis, nektopelagisch.

B. Körper sehr muskulös, prall, unbeschuppt.
Beispiele: Stenoteuthis, nektopelagisch (Fig. 31).
Ommatostrephes „
Onychoteuthis „ (Fig. 76).
Enoploteuthis „
Thysanoteuthis „ (Fig. 45).
Brachioteuthis „
Gonatus „
Illex, nektolittoral und nektopelagisch
Loligo „ „ „ (Fig. 73).
Sepia officinalis, bentholittoral
Sepiola Rondeletii „
Octopus vulgaris „ (Fig. 1).

1) Der dichtbeschuppt Körper von Lepidoteuthis Grimaldii (Joubin, 1900) zeigt in der Deckung der Schuppen ein anderes Verhalten als bei den Fischen. Die Schuppen, deren rhombische Form an die Schuppen der Ganoiden erinnert, legen sich nämlich in der Weise übereinander, daß der Vorderrand einer Schuppe den Hinterrand der vorhergehenden deckt, während bei allen Fischen mit Ganoid-, Cycloid- oder Ctenoidschuppen der Hinterrand einer Schuppe den Vorderrand der hinteren deckt. Die Bedeutung dieser Anpassung ist klar: die Fische schwimmen nach vorwärts, die Cephalopoden nach rückwärts; durch die dachziegelartige Deckung der Schuppen wird der Reibungswiderstand beim Schwimmen auf ein Minimum herabgesetzt, und da die Bewegungsrichtung bei den Fischen jener der Cephalopoden entgegengesetzt ist, so muß auch die Deckungsart der Schuppen in beiden Fällen verschieden sein.

Es ist dies ein glänzendes Beispiel für die Umformung der Organismen durch „direkte Bewirkung“.

C. Körper muskulös, aber schlaff.

Beispiele: Architeuthis, nektopelagisch.
Rossia sublevis, bentholittoral und benthoabyssal.

D. Körper nur teilweise oder gar nicht muskulös, häutig oder gallertig, mitunter von der Konsistenz eines erstarrenden Stärkekleisters, mehr oder weniger durchscheinend bis vollkommen durchsichtig.

1. Kopf, Flossen und Arme fleischig.

Beispiele: Liocranchia.

2. Nur die Arme fleischig.

Beispiele: Cranchia (Fig. 35).
Megalocranchia.
Teuthowenia (Fig. 27).
Desmoteuthis.
Hensenioteuthis.
Galiteuthis (Fig. 28).
Tremoctopus hyalinus (Fig. 16).

3. Nur der Stützapparat der muskulösen Lateralflossen knorpelig.

Beispiele: Cirroteuthis (Fig. 5, 6, 19).
Stauroteuthis (Fig. 20).

4. Der ganze Körper häutig oder gequollen gallertig.

Beispiele: Octopodoteuthis (Fig. 7).
Doratopsis (Fig. 36).
Chiroteuthis (Fig. 39).
Chirothauma (Fig. 70).
Mastigoteuthis (Fig. 24).
Grimalditeuthis (Fig. 8).
Histioteuthis (Fig. 32).
Histiopsis.
Calliteuthis.
Pterygioteuthis.
Planctonoteuthis.
Chaunoteuthis (Fig. 9).
Pyroteuthis (Fig. 23).
Leachia (Fig. 10).
Pyrgopsis.
Bathothauma (Fig. 12).
Sandalops (Fig. 26).

Lycoteuthis.
Liguriella.
Phasmatopsis.
Toxeuma.
Taonius (Fig. 11).
Corynomma.
Taonidium.
Crystalloteuthis.
Rossia megaptera (Fig. 25).
Octopus Alberti.
,, lentus (Fig. 42).
,, Lothei.

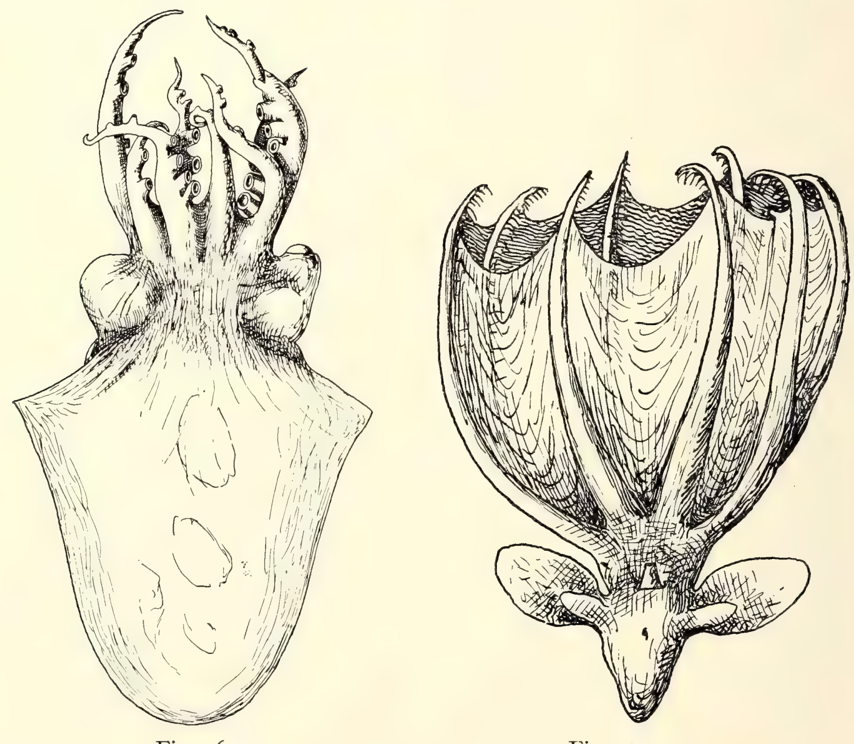


Fig. 16. Fig. 17.

Fig. 16. Tremoctopus hyalinus, Rang, 1835. (3mal vergr.; Körperlänge 26 mm. (Nach L. Joubin, l. c., 1900, Pl. II, Fig. 1, p. 27.) — Im Magen eines Thunfisches bei den Azoren (Station 523 der Campagne 1895 der „Princesse Alice") gefunden. — Körper durchsichtig; Arme mit großen Saugnäpfen, muskulös, während der Mantel häutig-gallertig ist; Augen groß. — Die Kopfregion etwas deformiert, so daß das Bild des lebenden Tieres jedenfalls ein wenig von dem vorliegenden verschieden sein muß.

Fig. 17. Cirrothauma Murrayi, Chun. (1/2 nat. Gr.) (Nach C. Chun aus Murray und Hjort, The Depths of Ocean, Fig. 499, p. 682 und 595.)

Octopus obesus.
Eledonella diaphana (Fig. 18).
Amphitretus pelagicus (Fig. 21).
Bolitaena.
Japetella.
Alloposus mollis.
Opisthoteuthis depressa (Fig. 29).
usw.

5. Der ganze Körper von gallertiger, aber eigentümlich gebrechlicher Beschaffenheit, die von der Körperkonsistenz aller übrigen Cephalopoden abweicht[1]).
Cirrothauma Murrayi (Fig. 17).

Wir haben in der vorstehenden Tabelle die muskulösen Typen als nektopelagische, nektolittorale oder bentholittorale Formen unterschieden. Wir haben ferner die Typen mit zwar muskulösem, aber schlaffem Körper als Formen unterschieden, welche entweder nektopelagisch, oder bentholittoral oder benthoabyssal leben.

G. Pfeffer[2]) hat darauf hingewiesen, daß jene Oegopsiden, deren Körper eine gallertige oder häutige Konsistenz besitzt, eine abyssale Lebensweise führen.

Obwohl dies im allgemeinen zutrifft, so gibt es doch auch verschiedene Formen unter den Meerestieren, welche zwar eine häutige oder gallertige Körperbeschaffenheit besitzen, aber doch die oberen Meeresschichten bewohnen, wie die Medusen.

Bei den Dibranchiaten sind die Larvenformen sehr häufig glashell und entweder häutig oder gallertig, während sie im erwachsenen Zustande entweder den Jugendzustand beibehalten oder sich zu muskulösen Typen entwickeln.

Die Larven führen fast ausnahmslos eine planktonische und pelagische Lebensweise; die Fähigkeit der Eigenbewegung ist bei ihnen auf ein Minimum reduziert.

Wachsen die Larven zu schnellschwimmenden Nektontypen aus, so wird der Körper muskulös; behalten auch die erwachsenen Tiere das planktonische Leben bei, so bleibt der Körper häutig oder gallertig und durchscheinend bis glashell.

1) J. Murray and J. Hjort: The Depths of the Ocean. London 1912, p. 595. „It is as fragile as a Ctenophore, and of a jelly-like consistency, its structure being exceedingly interesting and unlike that of any previously known Squid. It is, besides, the only blind Squid known."

2) G. Pfeffer: Die Cephalopoden usw., 1912, l. c., p. 797.

Daraus könnte der Schluß gezogen werden, daß die Körperkonsistenz nur davon abhängt, ob die betreffende Form ein höheres oder ein geringeres Maß von aktiver Bewegungsfähigkeit besitzt und daß somit die muskulöse Körperbeschaffenheit ganz allgemein für eine nektonische, die gallertig-häutige aber für eine planktonische Lebensweise spricht.

Nun darf aber nicht übersehen werden, daß zahlreiche Tiefseetiere, welche sicher keine planktonische, sondern entweder eine nektonische oder eine benthonische Lebensweise führen, gleichfalls eine häutig-gallertige Konsistenz besitzen. Bei einer Durchsicht der Dibranchiaten zeigt sich das überraschende Ergebnis, daß zwar unter den Bewohnern der oberen und obersten Meeresschichten auch gallertig-häutige Formen zu finden sind, die aber nur planktonisch leben, während in der abyssalen Region sämtliche Typen gallertige oder häutige Körper besitzen.

Zwei Gattungen, die einen gallertig-knorpeligen oder häutigen Körper haben und trotzdem Bewohner der oberen Wasserschichten zu sein scheinen, sind Grimalditeuthis und Chaunoteuthis.

Daraus ergibt sich, daß wir aus der gallertig-häutigen Konsistenz des Körpers allein keinen Aufschluß über den Aufenthaltsort einer derartig spezialisierten Form gewinnen können. Erst in Verbindung mit anderen Merkmalen, wie der allgemeinen Körpergestalt, des Spezialisationsgrades der Augen, des Vorhandenseins von Leuchtorganen, der Flossenform und Flossengröße, dem Baue des Armapparates, der Färbung usw. wird auch das Merkmal der Körperkonsistenz zu einem wichtigen indirekten Mittel zur Erforschung des Aufenthaltsortes einer Form, über welche keine unmittelbaren Beobachtungen außer der unsicheren Angabe eines vereinzelten Fanges vorliegen.

II. Der Spezialisationsgrad der Augen.

Seitdem die Forschungen der ,,Valdivia"-Expedition ergeben haben, daß wir nach dem Grade des Eindringens des Sonnenlichtes in die Meerestiefen drei Lichtzonen zu unterscheiden haben, unterscheiden und benennen wir dieselben in folgender Weise:

I. Die euphotische (sonnenlichtreiche) Zone (0—80 m Tiefe).

II. Die dysphotische (sonnenlichtschwache) Zone (80—350 m Tiefe).

III. Die aphotische (sonnenlichtlose) Zone (von 350 m an nach abwärts).

Die Fülle oder der Mangel des Sonnenlichtes in diesen drei Tiefenregionen — deren Grenzen selbstverständlich keine scharfen sind — hat nicht nur auf die Farbe der Chromatophoren, sondern auch auf die Organisation der Sehwerkzeuge einen entscheidenden Einfluß.

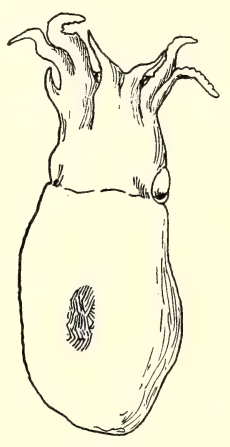


Fig. 18. Eledonella diaphana, Hoyle, 1886. (Nat. Gr.; Körperlänge 40 mm). (Nach L. Joubin l. c., 1900, p. 37, Pl. II, Fig. 5.) — Zwischen Madeira und der marokkanischen Küste auf der Campagne 1897, Station 788 gefangen; das Netz war bis 4360 m hinabgelassen. — Das linke Auge war rudimentär und erblindet.

Wir wissen jedoch, daß in der aphotischen Zone, in welche zwar kein Sonnenstrahl mehr hinabdringt, doch keineswegs absolutes Dunkel herrscht. Viele Organismen, welche diese Tiefen bevölkern, die man auch als die abyssale Region bezeichnet, besitzen Leuchtorgane, die in verschiedenen Farben erstrahlen und das Dunkel der Tiefsee mit schwachem Schein erhellen. Bei den meisten Tiefseetieren sind noch funktionelle Augen vorhanden, die freilich, entsprechend den sehr geringen Lichtmengen in der abyssalen Region, eigentümlich modifiziert sind. Immerhin gibt es auch einige vollständig erblindete Tiefseetiere, aber sie sind im Vergleiche zu den Formen mit funktionellen Sehwerkzeugen außerordentlich selten[1]).

So verstehen wir, warum unter den vielen Tiefseecephalopoden, die wir bis heute kennen gelernt haben, nur eine einzige Art, Cirrothauma Murrayi Chun, die in einer Tiefe von 3000 m gefangen wurde, gänzlich erblindet ist, während alle anderen Tiefseecephalopoden noch funktionelle Augen besitzen.

1) Von den bis heute bekannten 309 Gattungen der Tiefseefische sind nach A. Brauer (Wiss. Ergebn. d. Deutschen Tiefsee-Exped., Bd. XV, T. 2, p. 227) nur folgende Gattungen fast blind oder ganz blind: Ipnops, Cetomimus, Barathronus, Aphyonus, Benthobatis. Da L. Dollo („La Paléontologie éthologique". Bull. Soc. Géol. etc., Vol. XXIII, Bruxelles 1909, p. 395) wahrscheinlich gemacht hat, daß die Erblindung von Benthobatis ebenso wie die von Bengalichthys und Typhlonarce durch den ständigen Aufenthalt im Meeresschlamm bedingt ist, in den sich diese Rochen eingraben, so fällt diese Gattung aus der Liste jener blinden Tiefseefische weg, welche frei über dem Meeresboden leben.

Der Fall einer einseitigen Erblindung, die von L. Joubin an einem Exemplar von Eledonella diaphana Hoyle beobachtet wurde (Fig. 18), scheint pathologischer Natur zu sein und geht vielleicht auf eine Verletzung zurück, die das Tier in der Jugend erhielt. Andere Exemplare zeigen diese einseitige Erblindung nicht.

In der dysphotischen und in der aphotischen Zone sind, infolge des Vorhandenseins vieler leuchtender Tiere in der letzteren, mehr oder weniger ähnliche Lichtverhältnisse vorhanden, die in einer ziemlich gleichartigen Ausbildung der Sehapparate bei den Bewohnern beider Regionen zum Ausdruck kommen. Dabei darf aber, worauf besonders L. Dollo hingewiesen hat, nicht vergessen werden, daß in der lichtreichen oder euphotischen Zone für Tiere, welche sich in den Schlamm einwühlen, dieselben Lichtverhält-

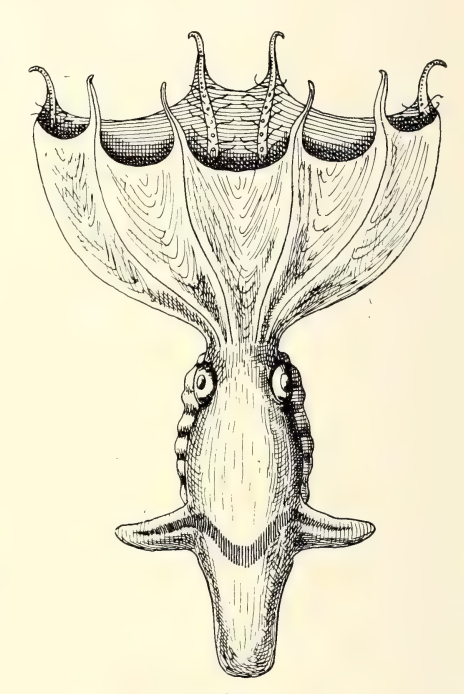


Fig. 19. Fig. 20.

Fig. 19. Cirroteuthis meangensis, Hoyle. (Nat. Gr.) Nach Hoyle (Challenger Report, Cephalopoda, Pl. IX, Fig. 12); aber hier abgeändert und zufolge der Beschreibung auf p. 63 (Hoyle, l. c.) mit Fig. 13 kombiniert, da das Körperende in Fig. 12 unrichtig in abgerundeter Form dargestellt ist. — Ein Exemplar bei den Meangis-Inseln, ein zweites bei den Kermadec-Inseln gefischt. — Körper auffallend an Sepiola erinnernd; Arme nicht durch Armschirm verbunden. — Das Tier führt wahrscheinlich eine grabende Lebensweise wie Sepiola; die Ähnlichkeit mit Sepiola beruht keinesfalls auf einer engeren Verwandtschaft und kann nur als Konvergenz gedeutet werden.

Fig. 20. Stauroteuthis syrtensis, Verrill, 1881. (Dorsalansicht, ungefähr in $^1/_7$ der nat. Gr.) Von Kapt. M. Gilpatrick mit dem Schooner „Polar Wave“, N. lat. $43^\circ 54'$, W. long. $58^\circ 44'$ bei Banquereau, ca. 30 Meilen O von der Sable-Insel, NS., 1879 in 250 Faden Tiefe gefangen. — (Nach A. E. Verrill, l. c. 1881, Pl. XXXII, Fig. 1).

nisse wie in völlig lichtlosen oder aphotischen Tiefen herrschen und daß daher auch bei marinen Schlammwühlern (z. B. bei dem dekapoden Krebs Calianassa subterranea) der Verlust des Sehvermögens eingetreten ist. Aus dem bloßen Verluste des Sehvermögens darf daher noch nicht auf das Leben in großen Tiefen geschlossen werden, wie außer den Schlammwühlern des Meeresbodens auch die blinden Höhlenfische (z. B. Amblyopsis spelaea, Typhlichthis subterraneus, Lucifuga subterranea, Stygicola) oder die blinden Schlammwassertiere (z. B. Platanista gangetica) oder die blinden Landgrabtiere (z. B. Notoryctes typhlops) beweisen. Daraus ergibt sich, daß die Lebensweise im Dunkeln bei den Meerestieren nicht mit dem Aufenthalt in der sonnenlichtlosen oder aphotischen Region der Tiefsee zusammenzufallen braucht, wie namentlich die blinden Rochengattungen Bengalichthis und Typhlonarce beweisen, die sich in den Schlamm seichter Küstengewässer eingraben.

Es ist aus diesen Gründen die Vermutung gerechtfertigt, daß möglicherweise auch der einzige bisher bekannte blinde Tiefseecephalopode, Cirrothauma Murrayi, den Verlust des Sehvermögens nicht dem Aufenthalt in völlig lichtlosen Wasserschichten, sondern dem Eingraben in den Meeresschlamm zu verdanken hat. Für diese Möglichkeit würde vor allem die auffallend einer Rossia, Sepiola oder Stoloteuthis gleichende Körperform von Cirrothauma sprechen. Wenn auch einzelne Cirroteuthiden eine pelagische Lebensweise führen, wie L. Dollo für Cirroteuthis Muelleri gezeigt hat, so gleichen doch andere Arten wie Cirroteuthis meangensis in so hohem Grade dem Sepiola-Typus (Fig. 19), daß die Annahme einer analogen Lebensweise kaum von der Hand gewiesen werden kann. Daß auch andere Cirroteuthiden eine benthonische Lebensweise führen, wird durch die depressiforme Körpergestalt von Stauroteuthis in Verbindung mit der Ausbildung eines lateralen Flossensaumes und der dorsalen Augenstellung bewiesen[1]). Außerdem ist die schon früher ange-

---

1) Ebenso muß auch der noch nicht näher beschriebene Cirroteuthide, den die „Valdivia"-Expedition an der ostafrikanischen Küste zwischen 400—700 m Tiefe erbeutete, und der einen scheibenförmig abgeflachten Körper von schokoladebrauner Farbe besaß, eine benthonische Type sein. In seiner Gesellschaft wurden ungewöhnlich große Exemplare der benthonischen Rossia gefangen. Da die Myopsiden und Oktopoden der „Valdivia"-Expedition noch nicht näher beschrieben sind, so müssen wir uns einstweilen mit der kurzen Angabe von dem Funde eines

führte Mitteilung von J. Murray und J. Hjort, daß der „Michael Sars" Cirroteuthis nur mit dem Grundnetz erbeutet hat, für diese Frage von Wichtigkeit.

Bei den in dysphotischen Regionen lebenden Tieren tritt die Spezialisierung des Sehapparates hauptsächlich auf drei verschiedenen Wegen ein:

1. durch die Vergrößerung der Augen zu Kugelaugen,
2. durch die Ausbildung von Stielaugen,
3. durch die Ausbildung von Teleskopaugen.

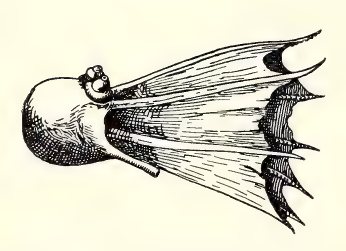


Fig. 21. Amphitretus pelagicus, W. Hoyle, 1886. (Nat. Gr.) (Nach W. Hoyle, The Voyage of H.M.S. „Challenger"; Cephalopoda, Pl. IX, Fig. 7.) Aus einem Netzzug über vulkanischem Schlammboden bei den Kermadec-Inseln am 14. Juli 1874 (29° 55' S, 178° 14 W), der bis in 950 m hinabgelassen wurde, gefangen. — Der Körper ist halbdurchsichtig und gelatinös, die Augen als „Teleskopaugen" entwickelt, der Trichter auffallend lang.

Die beiden ersten Wege sind nicht nur von den Fischen, sondern auch von den dekapoden Krebsen, den Trilobiten und auch noch von anderen Tiergruppen eingeschlagen worden; unter den Trilobiten begegnen wir ebensowohl Typen mit enorm vergrößerten Kugelaugen (z. B. Aeglina) als auch Typen mit Stielaugen (z. B. Asaphus, Acidaspis).

Auch bei den Dibranchiaten finden wir Kugelaugen und Stielaugen ausgebildet.

Teleskopaugen sind nicht nur bei einigen Tiefseefischen entwickelt, sondern finden sich auch bei einigen Tiefseecephalopoden (Fig. 21), manchen Arthropoden und Heteropoden. Auch das Eulenauge ist nach A. Brauer als ein Teleskopauge zu bezeichnen[1]).

Nach allem, was wir bisher über die Funktion der Kugelaugen, Stielaugen und Teleskopaugen wissen, ist ihre Entstehung durch das Leben in lichtschwachen oder dysphotischen Gebieten bedingt. Daraus darf aber keinesfalls der Schluß abgeleitet werden, daß alle Meerestiere mit derartig spezialisierten Augen ausschließliche

---

neuen depressiformen Cirroteuthiden begnügen, aus welchem allerdings ein wichtiger Beweis für die grundbewohnende Lebensweise dieser Art zu entnehmen ist. (C. Chun: Aus den Tiefen des Weltmeeres 1900, p. 503.)

1) A. Brauer: Die Tiefseefische. Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer „Valdivia" 1898—1899. Jena 1908, Bd. XV, Teil 2, p. 23.

Bewohner der dysphotischen Meeresregion (von 80—350 m Tiefe) sind. In der aphotischen Zone des Meeres, also in den Tiefen von 350 m abwärts, in die kein Sonnenstrahl mehr eindringt, herrscht, wie schon erwähnt, keineswegs absolute Finsternis, sondern es wird, freilich in sehr geringem Maße, durch leuchtende Bewohner derselben Licht erzeugt. Es kann daher nicht von einem Lichtmangel, sondern nur von einer Lichtarmut der „aphotischen" Zone der Ozeane die Rede sein. Wenn wir also je nach dem Grade des Eindringens des Sonnenlichtes in die Meerestiefen eine obere „euphotische", eine mittlere „dysphotische" und eine untere „aphotische" Zone unterscheiden, so gilt diese Einteilung nicht für die Kennzeichnung der absoluten Lichtverhältnisse der Meerestiefen, da sich ja die aphotische Zone infolge der darin lebenden leuchtenden Tiere zwar als lichtarm oder dysphotisch, aber nicht als lichtlos oder aphotisch erweist[1]).

---

1) L. Dollo (La Paléontologie éthologique. Bulletin Soc. Belge de Géologie etc., 1909, XXIII, p. 389) hat die Ansicht ausgesprochen, daß infolge des Vorhandenseins leuchtender Tiere in der Tiefsee von einer euphotischen Lebenweise innerhalb der abyssalen, aphotischen Region gesprochen werden könne.

Reichten jedoch die Leuchtorgane der verschiedenen Tiefseetiere dazu aus, um die Tiefsee so stark wie die Wasserschichten der euphotischen Region zu durchleuchten, so würden vor allem diejenigen Tiefseetiere, welche selbst Leuchtorgane besitzen, keine besonderen Spezialisationen der Augen nötig haben. Das ist jedoch nicht der Fall. Gerade die mit Leuchtorganen ausgestatteten Tiefseefische, Tiefseecephalopoden usw. haben entweder Kugelaugen oder Teleskopaugen oder Stielaugen, was entschieden für ein dysphotisches, aber nicht für ein euphotisches Leben in der Tiefsee spricht.

F. Doflein hat in seinem prächtigen Buche „Das Tier als Glied des Naturganzen" (Leipzig und Berlin 1914, p. 889) das Bild, das sich in den Meerestiefen durch das Leuchten der zahlreichen Leuchtorganismen darbietet, mit dem Leuchten eines schwach bestirnten Himmels verglichen.

Wenn auch in seltenen Fällen das Meerleuchten in warmen, windstillen Nächten so stark wird, daß man an Bord eines Schiffes den Eindruck eines schwachen Mondscheins erhält, so erreicht doch auch dieses Leuchten niemals Tageshelle.

Das von Doflein gebrauchte Bild eines schwach bestirnten Nachthimmels gibt uns aber, wie ich glaube, aus dem Grunde keine richtige Vorstellung, weil das plötzliche Aufblitzen und Verlöschen der zahllosen Mengen leuchtender Organismen für das „Meerleuchten" der Oberfläche bezeichnend ist und wahrscheinlich auch in der Tiefe kein konstantes, sondern nur ein intermittierendes Licht von den leuchtenden Organismen ausgesendet wird. Wir werden daher doch der Wahrheit am nächten kommen, wenn wir uns die dysphotischen und aphotischen Meeresregionen als Zonen denken, in denen beständiges „Meerleuchten" herrscht.

Die Untersuchungen A. Brauers über die biologische Bedeutung der Leuchtorgane und der zu Kugel-, Stiel- und Teleskopaugen spezialisierten Sehwerkzeuge der Fische sind auch für die Beurteilung der biologischen Bedeutung der analogen Spezialisationen bei den Dibranchiaten von großer Wichtigkeit. A. Brauer hat gezeigt, daß nur ein relativ sehr kleiner Bruchteil der Tiefseefische Leuchtorgane besitzt; von 309 Gattungen und 1007 Arten der Tiefseefische tragen nur 37 Gattungen mit 112 Arten Leuchtapparate, was beiläufig $^1/_9$ aller Tiefseefische ausmacht[1]). Ungefähr die Hälfte dieser leuchtenden Tiefseefische kann nach A. Brauer aus dem Grunde nicht als ein ständiges Element der abyssalen Region betrachtet werden, weil viele Arten in der Nacht in höhere Wasserschichten aufsteigen, soweit ihnen dies durch die übrige Organisation mit Rücksicht auf die gewaltigen Unterschiede der Druckverhältnisse ermöglicht wird. Ich möchte es jedoch für wahrscheinlich halten, daß die Grenzen, in denen sich diese täglichen vertikalen Wanderungen vollziehen, einige hundert Meter schwerlich übersteigen.

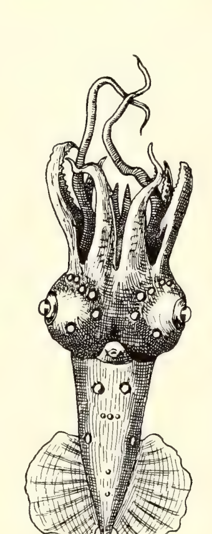


Fig. 22. Fig. 23.

Fig. 22. Sepia andreanoides, Hoyle, 1886. (Dorsalansicht in $^3/_4$ nat. Gr.) Nach Hoyle (Voyage of H. M. S. „Challenger“, l. c., Pl. XXI, Fig. 12, p. 139.) — Drei Exemplare wurden auf dem Fischmarkte in Yokohama gekauft.

Fig. 23. Pyroteuthis margaritifera, Rüppell, 1844. (Ventralansicht in nat. Gr.) (Nach C. Chun l. c., 1910, Taf. XI, Fig. 1.) — Aus Messina. — Ventralseite mit Leuchtorganen, Augen stark vergrößert, kugelig.

Jedenfalls werden wir bei der Beurteilung der biologischen Bedeutung der Augenspezialisation daran festzuhalten haben, daß

1) A. Brauer: l. c., II. Teil, p. 142. Daher kann auch nach A. Brauer vom Leuchten als einer „allgemeinen Erscheinung der Tiefsee“ keine Rede sein.

wir nach den absoluten Lichtverhältnissen im Meere während der Nacht überhaupt nur eine einzige lichtschwache Region zu unterscheiden haben, die in lebenslosen Gebieten von lichtlosen Zonen unterbrochen ist, während nur bei Tag die vom Sonnenlicht durchleuchteten obersten Wasserschichten bis in etwa 80 m Tiefe als „euphotisch" zu betrachten sind.

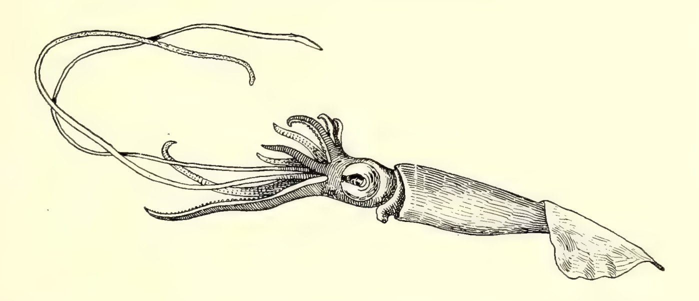


Fig. 24. Mastigoteuthis glaucopis, Chun, 1910. (Nat. Gr.; in schwebender Haltung dargestellt). (Nach C. Chun, l. c., 1910, Taf. XXXIII, Fig. 1.)

Wir haben somit folgende Unterschiede zu beachten:

I. Meerestiere mit normalen Augen leben in Gebieten, in denen volles oder nur schwach gedämpftes Tageslicht herrscht. Ihr vertikales Verbreitungsgebiet fällt mit der euphotischen Meeresregion zusammen[1]).

II. Meerestiere mit Kugelaugen, Stielaugen oder Teleskopaugen leben in lichtarmen Gebieten. Lichtarme Gebiete des Meeres sind:

a) bei Tag: die sonnenlichtarme (dysphotische) Meeresregion (von 80—350 m Tiefe);

b) bei Nacht: die sonnenlichtreiche (euphotische) Meeresregion (von 0—80 m Tiefe) und die dysphotische Meeresregion, soweit sie von leuchtenden Organismen bewohnt ist;

c) immer: die sonnenlichtlose (aphotische) Meeresregion, soweit sie von leuchtenden Organismen bewohnt ist.

III. Meerestiere mit rudimentären oder völlig erblindeten Augen leben in völlig lichtlosen Gebieten. Diese sind:

1) F. Doflein: Das Tier als Glied des Naturganzen. 1914, p. 891.

a) völlig lichtlose Gebiete der sonnenlichtlosen Region;
b) der Schlamm- oder Sandboden aller Meeresregionen.

F. Doflein hat kürzlich die Ansicht geäußert, daß das in der Tiefsee von leuchtenden Organismen ausgesandte Licht kaum ausreichen kann, „um die Erhaltung der Augen bei den Tiefseebewohnern zu sichern". Nach seiner Ansicht wäre es anderseits schwer zu begreifen, wie frei lebende Tiefseetiere überhaupt blind sein könnten, wenn in den großen Tiefen ein wenn auch schwaches Licht herrscht. Doflein äußert daher die Vermutung, daß alle Tiefseetiere mit wohl ausgebildeten Augen wenigstens einen Teil ihres Lebens in belichteten Regionen verbringen.

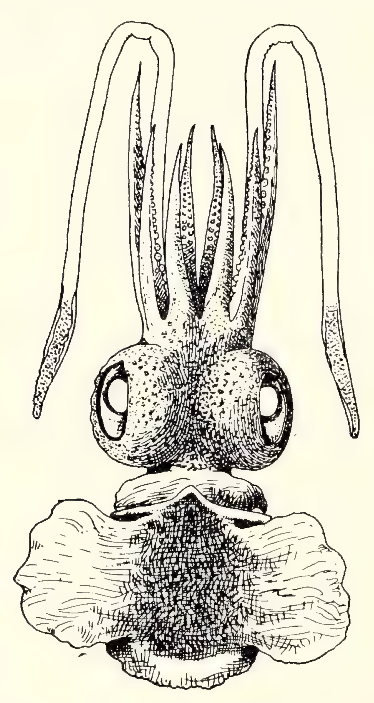


Fig. 25. Dorsalansicht von Rossia megaptera, Verrill, 1881. (3/4 nat. Gr.) Die Augen sind enorm vergrößert, so daß der Kopf viel breiter ist als der Mantel. Die Körperbeschaffenheit ist schlaff häutig-gallertig; der Körper ist depressiform. Die Ansatzstellen der großen Lateralflossen erreichen fast die Länge des Mantels. — Farbe purpurbraun mit schokoladebraunen Flecken auf der Oberseite; Unterseite der Arme und des Kopfes weißlich, Außenränder der Flossen bleich, durchscheinend. — Auf dem Meeresboden an der Südküste von Neufundland in einer Tiefe von 250 m von der Mannschaft des Schooners „Notice" im Juni 1880 entdeckt. — (Nach A. E. Verrill, l. c., 1881, p. 349, Pl. XXXVIII, Fig. 1.)

Es ist gewiß nicht anzunehmen, daß die Tiefseeformen mit Kugel-, Stiel- oder Teleskopaugen etwa nur in den Jugendstadien in den höheren Wasserschichten leben, dann zur Tiefe niedersteigen und später nur gelegentlich wieder in höhere Meeresregionen aufsteigen. Wenn solche Organismen nicht ganz regelmäßig und zu bestimmten Zeiten aus den unbelichteten Tiefen wieder in die Höhe stiegen, so würde gewiß eine allmählich einsetzende und schrittweise zunehmende Verkümmerung der Augen eintreten.

Wir müssen uns also die Frage vorlegen, welche biologischen Ursachen ein regelmäßiges, periodisches Aufsteigen der Tiefseeformen in die oberen Wasserschichten bewirken können.

Die Nahrungssuche kann in beschränkten Grenzen in Betracht kommen; schon Férussac und d'Orbigny haben darauf hingewiesen, daß die Philonexiden tagsüber in tieferen Wasserschichten leben und erst in der Nacht zusammen mit den verschiedenen Pteropoden, die ihre Nahrung bilden, an die Meeresoberfläche emporsteigen. Bei diesen täglichen Vertikalwanderungen handelt es sich aber nicht um so große Tiefenunterschiede, wie sie für die abyssalen Cephalopoden bestehen, wenn sie an die Meeresoberfläche aufsteigen.

Für die Beantwortung dieser Frage scheint mir die Tatsache von entscheidender Bedeutung zu sein, daß die Larven fast aller[1]) bekannten Cephalopoden als Planktonten in den obersten Wasserschichten leben und zwar gilt dies auch für die Larven von echten Tiefseedibranchiaten. Da kaum angenommen werden kann, daß die Eier in der Tiefsee abgelegt werden und dann langsam an die Meeresoberfläche emporsteigen, so bleibt für die Erscheinung der Larven an der Oberfläche oder in den obersten Meeresschichten wohl keine andere Erklärung übrig, als daß die Tiefseecephalopoden in der Laichzeit langsam an die Meeresoberfläche emporsteigen und nach der Ablage des Laiches entweder absterben oder wieder langsam in die Tiefen hinabsinken. Durch diese Annahme wäre nicht nur das Vorhandensein wohlausgebildeter Augen bei vielen Tiefseetieren erklärt, sondern auch das plankto-pelagische Leben der Larven an der Oberfläche, ferner die zahlreichen Funde abgelaichter echter Tiefseecephalopoden an der Meeresoberfläche[2]) und endlich der

1) Z. B. mit Ausnahme von Sepia.

2) L. Joubin fand an zwei aufeinanderfolgenden Tagen im August 1904 an der Meeresoberfläche zahlreiche Exemplare der Tiefseeform Leachia cyclura. Die Tiere waren ohne Ausnahme Weibchen; sie lebten noch, waren aber dem Tode nahe (L. Joubin: Note sur les Organes photogènes de l'oeil de Leachia cyclura. Bull. Mus. Monaco 1905, XXXIII, p. 1—2). Nach C. Chun (l. c., p. 348) ist es daher wahrscheinlich, daß auch Leachia Eschholtzi nur während oder nach der Geschlechtsreife an die Meeresoberfläche gerät und daß nur Weibchen in die oberen Schichten aufsteigen. An anderer Stelle spricht jedoch C. Chun die Vermutung aus, daß zuweilen auch geschlechtsreife Männchen in der Brunstzeit an die Meeresoberfläche emporsteigen, da z. B. ein Männchen von Calliteuthis ocellata in der japanischen Sagamibai von Fischern in den oberflächlichen Wasserschichten erbeutet wurde, das F. Doflein C. Chun zur Untersuchung übergab (C. Chun, p. 4).

In diesem Zusammenhange gewinnt eine Mitteilung von W. Th. Meyer (Tintenfische. Leipzig 1913, p. 122) über den Aufenthalt brünstiger Sepien-

Fund verschiedener Tiefseecephalopoden in den Mägen einer Reihe von Meeresraubtieren, welche bestimmt nicht in große Tiefen tauchen können.

Wir haben aber noch ein weiteres Hilfsmittel zur indirekten Feststellung der Lebensweise jener marinen Organismen, über welche keine positiven ethologischen Beobachtungen vorliegen, nämlich die Stellung der Augen.

Die torpedoförmigen, nektonischen Fische besitzen in der Regel seitlich stehende (laterale) Augen, während die depressiformen, benthonischen Fische in der Regel eine Verschiebung der Augen auf die Oberseite des Kopfes (dorsale Stellung) aufweisen. Bei den Tiefseefischen finden wir aber auch noch eine dritte Stellung: bei zahlreichen abyssalen Gattungen und Arten sind entweder die ganzen Augen nach vorne geschoben (frontale Stellung) oder es sind wenigstens die Achsen der in diesen Fällen teleskopartig geformten Augen schräg nach vorne und oben oder gerade nach vorne gewendet.

Dieselben Augenstellungen finden wir auch unter den Dibranchiaten vertreten. Außerdem weisen aber einzelne Dibranchiaten-Arten eine sonst nur sehr selten auftretende Verschiebung der Augen auf die Ventralseite des Kopfes auf, die wir z. B. unter den Trilobiten bei den mittelsilurischen Asaphiden-Arten Aeglina prisca und Aeglina armata widerfinden.

Daß die Lage der Augen mit der Lebensweise auf das Innigste zusammenhängt und daß namentlich die Bewegungsart in Ver-

---

weibchen zur Nachtzeit an der Meeresoberfläche besonderes Interesse. Die Weibchen sollen intensiv phosphoreszieren und dadurch die auf dem Meeresboden lauernden Männchen anlocken.

Sehr viele Tiefseecephalopoden, die in totem Zustande an der Meeresoberfläche treibend gefischt wurden, sind jedoch passiv von Strömungen in die Höhe gerissen worden. Solche Fälle sind namentlich aus der Straße von Messina, aber auch von anderen Orten bekannt und dürfen nicht mit dem freiwilligen Aufsteigen der Weibchen zur Laichzeit verwechselt werden.

Bei zukünftigen Expeditionen wird besonders auf die Jahreszeit der Fänge von lebenden Tiefseecephalopoden in den oberen Meeresschichten zu achten sein.

Ebenso wird noch genauer festzustellen sein, ob es nur ein Zufall ist, daß bisher noch niemals geschlechtsreife Oegopsiden bei Schließnetzfängen in großen Tiefen erbeutet wurden (C. Chun, l. c., p. 3); vielleicht entziehen sich ältere Tiere dem Netz durch geschicktes Ausweichen, während die jüngeren Stadien, wie dies ja auch für die Fische im allgemeinen gilt, gefangen werden.

Lebensweise	Spezialisationen	Augenstellung lateral	Augenstellung dorsal	Augenstellung ventral	Augenstellung frontal
euphotisch	Augen von normaler Größe und Ausbildung	Stenoteuthis Bartrami Illex illecebrosus Sepia officinalis Octopus vulgaris Cirroteuthis Mülleri Argonauta argo Grimalditeuthis Bonplandi Eledone Aldrovandii	Scaeurgus tetracirrus	Chaunoteuthis mollis	—
dysphotisch	Augen vergrößert, eiförmig oder kugelig	Architeuthis dux Chiroteuthis Veranyi Chirothauma imperator Cranchia scabra Froekenia clara Cirroteuthis magna Cirroteuthis meangensis Doratopsis vermicularis Loligo media Stoloteuthis iris Mastigoteuthis glaucopis Pyroteuthis margaritifera	Stoloteuthis leucoptera Stauroteuthis syrtensis Rossia Oweni Rossia megaptera Inioteuthis Morsei Sepia andreanoides Sepia esculenta Octopus marmoratus Octopus membranaceus Eledone rotunda Opisthoteuthis depressa	Taonius pavo Histioteuthis Bonelliana Tremoctopus violaceus (adult)	Tracheloteuthis Guernei Brachioteuthis Riisei Larven von Cranchien Tremoctopus hyalinus
	Augen gestielt	—	—	Sandalops melancholicus Doratopsis exophthalmica	Bathothauma lyromma Teuthowenia antarctica Doratopsis lippula Galiteuthis armata Corynomma speculator Crystalloteuthis glacialis
	Teleskopaugen	—	Amphitretus pelagicus Vampyroteuthis	—	Calliteuthis Hoylei Benthoteuthis megalops Toxeuma belone
aphotisch	Augen funktionslos, völlig erblindet	Cirrothauma Murrayi	—	—	—

bindung mit dem Aufenthaltsort hierbei eine ausschlaggebende Rolle spielt, ist eine sichergestellte Erfahrungstatsache, zu deren Erkenntnis wir namentlich durch die ethologische Analyse der Fische gelangt sind. Auch bei den Dibranchiaten haben die Beobachtungen am lebenden Tiere gezeigt, daß hier dieselben Wechselbeziehungen zwischen der Augenstellung einerseits und der Bewegungsart und dem Aufenthaltsorte anderseits bestehen, so daß wir auch in jenen Fällen, in denen bisher eine direkte Beobachtung der Lebensweise fehlt, zu einem Analogieschlusse vollauf berechtigt sind.

Während jedoch die frontale, laterale und dorsale Stellung der Augen sich ebensowohl bei den Fischen wie bei den Dibranchiaten vorfindet, ist bisher kein einziger Fisch mit ventraler Augenstellung bekannt. Die Ursache dieser eigentümlichen Augenstellung, wie sie z. B. bei Sandalops melancholicus (Fig. 26) extrem ausgeprägt ist, kann nur in einer Bewegungsart oder Körperhaltung begründet sein, die den Dibranchiaten im Gegensatz zu den Fischen eigentümlich ist.

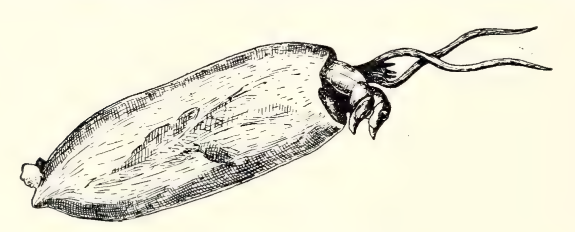


Fig. 26. Sandalops melancholicus, Chun, 1910. (4mal vergr.; Körperlänge 20 mm.) (Nach C. Chun, l. c., 1910, p. 379, Taf. LVI, Fig. 6; gefangen bei Tristan da Cunha [Südatlantik]). — Die Tentakel tragen fast bis zur Basis winzige, gestielte Saugnäpfe. Die gestielten Augen sind nach abwärts gewendet. Der Körper ist durchscheinend, die Endflossen getrennt.

Wie ich in meiner „Paläobiologie" dargelegt habe[1]), ist außer den von L. Dollo[2]) unterschiedenen Schwimmstellungen (gastronektonische, notonektonische und hypsonektonische Schwimmstellung) auch noch die von mir als „klinonektonische Körperhaltung" bezeichnete Schwimmstellung zu unterscheiden, bei welcher die Körperachse während des Schwimmens schräge zur Horizontalebene steht.

Bei den Fischen ist eine klinonektonische Schwimmstellung nur sehr selten beobachtet worden und zwar ist dann der Kopf immer nach unten und der Schwanz nach oben gerichtet. Eine

---

1) O. Abel: Paläobiologie der Wirbeltiere, 1912, p. 210.

2) L. Dollo: La Paléontologie éthologique, l. c., p. 416.

schräge Achsenstellung des Körpers, wobei der Kopf nach oben und der Schwanz nach unten gerichtet ist, kommt bei den Fischen zwar gelegentlich vor, wenn sie z. B. nach Insekten schnappen, die auf der Oberfläche des Wassers schwimmen, aber es ist keine einzige Fischtype bekannt, bei welcher eine derartige Körperstellung die vorherrschende wäre.

Hingegen ist jene Körperstellung, bei welcher der Kopf schräg nach oben und das Körperende schräg nach unten gerichtet ist, bei nektonischen Dibranchiaten im Zustande des ruhigen Schwebens und langsamen Schwimmens beobachtet worden, wie z. B. bei Cranchia scabra. Bei anderen Arten ist dagegen die Körperachse während des ruhigen Schwebens und langsamen Schwimmens horizontal gestellt, wie dies z. B. Loligo vulgaris im Aquarium zeigt; die gleiche Körperhaltung ist bei rascher Flucht des Tieres zu beobachten. Loligo vulgaris schwimmt dagegen in klinonektonischer Haltung während des Aufsteigens und Absteigens, wobei im ersten Falle in der Regel das Hinterende, im zweiten Falle aber in der Regel das Kopfende vorausgeht, so daß also bei der Vertikalbewegung nach oben oder nach unten das Kopfende fast immer nach unten und das Schwanzende nach oben gerichtet ist (vgl. p. 15).

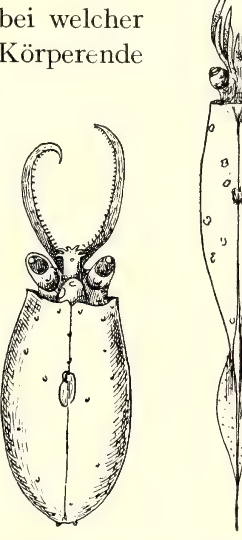


Fig. 27. Fig. 28.

Fig. 27. Teuthowenia antarctica. (2 mal vergr.) (Nach C. Chun, l. c., 1910, Taf. LVI, Fig. 1.) — Die Augen sind stark vergrößert, die Arme sehr klein, die Tentakel bis zur Basis mit winzigen, gestielten Saugnäpfen besetzt, die Endflossen getrennt und rudimentär.

Fig. 28. Galiteuthis armata, Joubin, 1898. ($^1/_2$ nat. Gr.) (Nach C. Chun, l. c., 1910, Taf. LIX, Fig. 1.) — Die Keule der Tentakel besitzt im erwachsenen Zustand kleine, rudimentäre Haken; die Jugendformen tragen auf den Tentakeln noch Saugnäpfe, aus denen sich die Haken entwickeln. Die Arme sind mit glockenförmigen Saugnäpfen besetzt, die Augen kugelig vergrößert und gestielt.

Wahrscheinlich ist die auffällige Verschiebung der Augen gegen die Ventralseite des Körpers, die sich namentlich bei den stieläugigen Tiefseedibranchiaten beobachten läßt, auf die klinonektonische Schwebestellung dieser Typen zurückzuführen (vgl. Fig. 26).

Die Analyse der Augenstellung in Verbindung mit der Analyse des Spezialisationsgrades vermittelt uns sehr wichtige Aufschlüsse über die Lebensweise derjenigen Dibranchiaten, über deren Lebensgewohnheiten keine positiven Beobachtungen vorliegen. Dies soll an einzelnen Beispielen erläutert werden. Daraus werden wir weiter sehen, inwieweit die gewonnenen Ergebnisse einen Aufschluß über die phylogenetischen Beziehungen der Arten zueinander zu geben vermögen.

Greifen wir zunächst einige Arten der merkwürdigen Gruppe der Cirroteuthiden aus der Fülle der verschiedenen Typen heraus.

A. Größe der Augen:
1. normal: Cirroteuthis Muelleri[1])
Cirroteuthis umbellata[2]);
2. kugelig, vergrößert:
Stauroteuthis syrtensis[3])
Froekenia clara[4])
Opisthoteuthis depressa[5]);
3. rudimentär, erblindet:
Cirrothauma Murrayi[6]).

B. Stellung der Augen:
1. lateral: Cirroteuthis Muelleri
Cirroteuthis umbellata
Froekenia clara
Cirrothauma Murrayi;
2. dorsal: Stauroteuthis syrtensis
Opisthoteuthis depressa.

---

1) L. Dollo: Les Céphalopodes adaptés à la Vie Nectique Secondaire et à la Vie Benthique Tertiaire. Zool. Jahrb. 1912, Suppl. XV, Bd. 1, p. 127, Taf. III, Fig. 4. (Hier die ältere Literatur über Cirroteuthis Muelleri D. F. Eschricht 1836.)

2) L. Joubin: Céphalopodes provenant des Campagnes de la Princesse Alice (1891—1897). Rés. des Camp. scientif. acc. sur son Yacht par Albert I. etc., Fasc. XVII, p. 21, Pl. I, Fig. 1. Monaco 1900.

3) A. E. Verrill: The Cephalopods of the Northeastern Coast of America. Trancact. Connecticut Acad. 1881, Vol. VIII, p. 383, Pl. XXXII, Fig. 1, 2.

4) W. E. Hoyle: Reports on the Cephalopoda. Reports on the Scientific Results of the Expedition on the „Albatross" etc. Bull. Mus. Comp. Zoology at Harvard College 1904, Cambridge, Mass., Vol. XLIII, No. 1, p. 7, Pl. II, Fig. 2 und Pl. III, Fig. 5.

5) I. Ijima and S. Ikeda: Description of Opisthoteuthis depressa. Journ. Coll. Sci., Imp. Univ. Japan 1895, Vol. V, p. 324.

W. Th. Meyer: Die Anatomie von Opisthoteuthis depressa. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. 1907, Bd. LXXXV, p. 254. 259.

6) J. Murray and J. Hjort: The Depths of the Ocean, p. 595. London 1912.

Sehen wir einstweilen von allen anderen Merkmalen, die uns einen indirekten Aufschluß über die Lebensweise (Bewegungsart, Aufenthaltsort, Nahrungsweise) zu geben vermögen, ab, so gelangen wir aus der ethologischen Analyse des Sehapparates der Cirroteuthiden zu folgenden Vorstellungen von ihrer Lebensweise bzw. ihrem Aufenthaltsorte:

1. Cirroteuthis Muelleri und C. umbellata: die Augen sind von normaler Größe und stehen lateral. Die beiden Arten müssen daher eine euphotische Lebensweise führen. Ob sie nektonisch, planktonisch oder benthonisch leben, läßt sich aus der Spezialisation der Augen nicht erschließen, weil laterale und normale Augen bei nektonischen Typen (Stenoteuthis, Illex), bei benthonischen Typen (Sepia, Octopus vulgaris) und bei planktonischen Typen (Grimalditeuthis, Chaunoteuthis, Chirothauma) auftreten.

2. Stauroteuthis syrtensis: die Augen sind kugelig vergrößert und stehen dorsal. Das Tier muß also eine dysphotische und benthonische Lebensweise führen.

3. Froekenia clara: die Augen sind kugelig vergrößert, stehen aber nicht dorsal wie bei Stauroteuthis, sondern lateral. Daher läßt sich wohl der Schluß ziehen, daß das Tier eine dysphotische Lebensweise führt, aber es läßt sich über den Aufenthaltsort und die Bewegungsart nichts weiter aussagen.

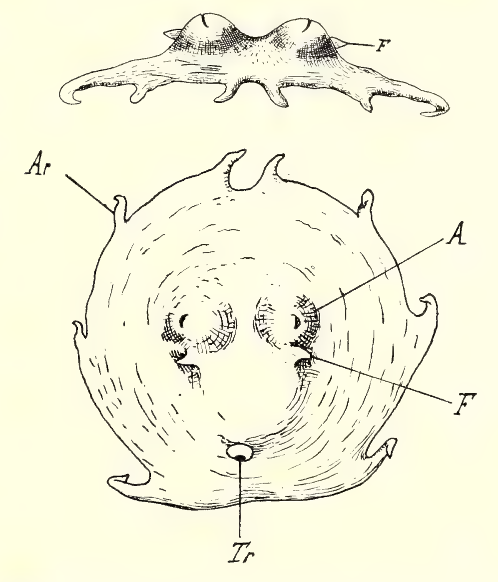


Fig. 29. Opisthoteuthis depressa, I. Ijima, et S. Ikeda, 1895. (Etwas kleiner als nat. Gr.) Unten: Dorsalansicht, oben: Vorderansicht. — *A* = Augen, *F* = Flossen, *Ar* = Armenden, *Tr* = Trichter. — Fundort: Okinose, Bucht von Sagami (Japan). — (Nach I. Ijima und S. Ikeda: Description of Opisthoteuthis depressa. Journ. Coll. Sci., Imp. Univ. Japan, 1895, Vol. VIII, p. 323.)

4. Opisthoteuthis depressa: die Augen sind stark vergrößert, nehmen fast ein Drittel des Körpers ein und stehen dorsal. Daher muß das Tier eine dysphotische und benthonische Lebensweise führen.

5. Cirrothauma Murrayi: die Augen liegen vollständig unter der Haut verborgen und sind gänzlich erblindet; sie stehen lateral. Daher läßt sich zwar mit Sicherheit sagen, daß das Tier eine aphotische Lebensweise führt, aber die laterale Stellung der Augen gestattet keinen zwingenden Schluß auf die nektonische, benthonische oder planktonische Lebensweise.

Dieses Beispiel zeigt uns sehr deutlich, daß wir uns davor hüten müssen, etwa aus einem einzigen Anpassungsmerkmal die Lebensweise einer Type bestimmen zu wollen, wenn es nicht absolut eindeutig ist. Um zu einem Aufschluß über den Aufenthaltsort und die Bewegungsart der hier genannten Cirroteuthiden zu gelangen, ist es eben nötig, auch noch verschiedene andere Merkmale (z. B. die Konsistenz des Körpers, die allgemeine Körperform, die Körperfärbung, die Gestalt und Funktion der Flossen) heranzuziehen und endlich die daraus gewonnenen Ergebnisse mit den Angaben über die Tiefe der betreffenden Fänge zu vergleichen. Daß jedoch auch der Spezialisationsgrad der Augen bei dieser ethologischen Analyse ein wichtiges Hilfsmittel darstellt, dürfte das obige Beispiel genügend erläutert haben.

V. Die Körperformen der lebenden Dibranchiaten.

Unter den lebenden Dibranchiaten treten uns so außerordentlich verschiedene Körpertypen entgegen, daß diese Formenfülle zunächst verwirrend wirkt und es bei den ersten Versuchen kaum möglich zu sein scheint, eine Gruppierung durchzuführen. Diese Schwierigkeit wird dadurch erhöht, daß zwischen den extremen Typen vielfache Übergänge bestehen, welche die Loslösung der Haupttypen sehr erschweren. Dazu kommt, daß eine einmal erreichte Anpassungstype in der Körperform bei den verschiedenen Stämmen nur selten beibehalten wird, sondern wieder zahlreiche Übergänge zu anderen Typen einsetzen, so daß von verschieden gestalteten Ausgangsformen auf konvergenten Anpassungswegen ähnliche Körperformen erworben werden.

Die Schwierigkeit, dieses Formengewirr nach ethologischen Gesichtspunkten zu ordnen und die einer bestimmten Bewegungsart und einem bestimmten Aufenthaltsort entsprechenden Anpassungstypen herauszuschälen, ist aber nicht größer als bei den wasserbewohnenden Wirbeltieren. Wie es bei diesen gelungen ist, trotz der zahlreichen Übergänge zwischen den verschiedenen An-

passungstypen und dem verschieden hohen Anpassungsgrad an eine bestimmte Lebensweise den idealen Anpassungstypus für die verschiedenen Bewegungsarten und Lebensräume festzustellen, so muß dies auch bei den Dibranchiaten gelingen. L. Dollo[1]) hat in klarer Weise die Gegensätze zwischen den rein benthonischen Oktopoden und der sekundär zur nektonischen Lebensweise zurückgekehrten Cirroteuthiden-Art Cirroteuthis Muelleri herausgearbeitet[2]); wir wollen es versuchen, die Anpassungstypen der übrigen Dibranchiaten zu ermitteln.

Einen klaren Einblick in das Wesen der verschiedenen Anpassungsformen können wir nur erhalten, wenn wir zunächst die extremen Typen betrachten und von den verbindenden Zwischenformen absehen.

A. Die Mantelformen der lebenden Dibranchiaten.

I. Extreme Typen.

Mantelform	Typische Beispiele:		
	Oegopsiden	Myopsiden	Oktopoden
1. Torpedoförmig (torpediform)	Stenoteuthis Bartrami	Loligo vulgaris	o
2. Bolzenförmig (teliform)	Ancistroteuthis Lichtensteini	Loligo media	o
3. Becherförmig (caliciform)	Histioteuthis Bonelliana	o	o
4. Beutelförmig bis kugelförmig (bursiform bis globiform)	Cranchia scabra	Sepiola Rondeletii	Octopus vulgaris
5. Walzenförmig (cylindriform)	Tracheloteuthis Guernei	o	o
6. Rübenförmig (rapiform)	Taonius pavo	o	o
7. Stabförmig (baculiform)	Doratopsis vermicularis	o	o
8. Schollenförmig (rhombiform)	Ctenopteryx siculus	Sepia officinalis	Stauroteuthis syrtensis
9. Rochenförmig (rajiform)	Cucioteuthis Molinae	Sepioteuthis Blainvilliana	Pinnoctopus cordiformis

1) L. Dollo: Les Céphalopodes adaptés à la Vie Nectique Secondaire et à la Vie Benthique Tertiaire. Zool. Jahrb. 1912, Suppl. XV, Bd. I, p. 105.

2) Daß nicht alle Cirroteuthiden eine nektonische Lebensweise führen, wurde schon früher erörtert (p. 55).

Daraus ergibt sich, daß die größte Formenmannigfaltigkeit bei den Oegopsiden herrscht, welche sämtliche hier unterschiedenen extremen Typen enthalten, während die Myopsiden nur fünf und die Oktopoden sogar nur drei verschiedene Mantelformtypen aufweisen.

II. Vergleich der Manteltypen der Dibranchiaten mit den Anpassungstypen der Fische.

Eine ebenso große Verschiedenheit der Körperformen, wie wir sie bei den Oegopsiden antreffen, finden wir auch bei den Fischen. Bei den letzteren steht die Körperform in inniger Beziehung zu der Lebensweise und ist durch dieselbe bedingt. Grundbewohnende Fische haben einen mehr oder weniger abgeplatteten Körper; schnellschwimmende Hochseefische besitzen eine Torpedogestalt; Fische mit verminderter Eigenbewegung weisen häufig eiförmige bis kugelige oder außerordentlich langgestreckte, nadelförmige Körperformen auf.

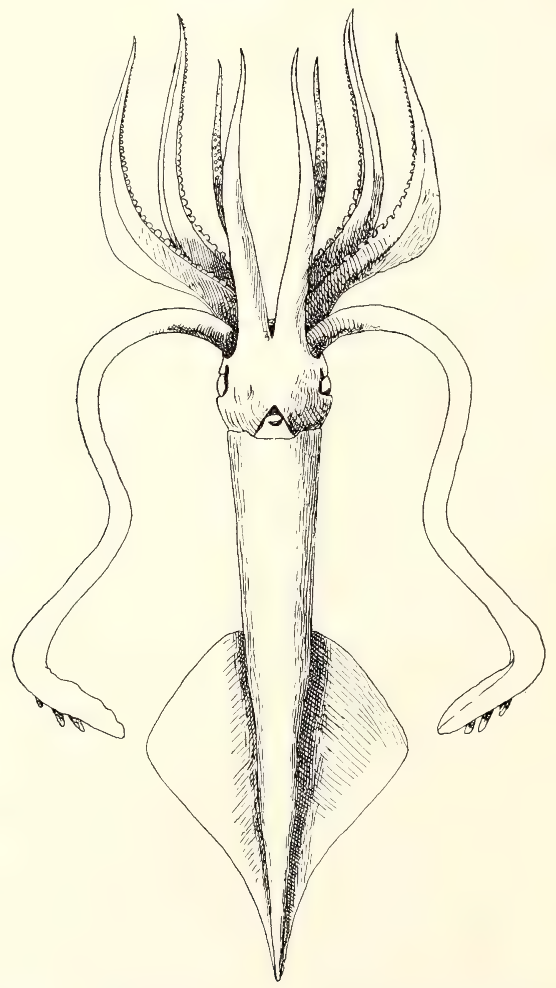


Fig. 30. Beispiel eines bolzenförmigen (teliformen) Mantels: Ancistroteuthis Lichtensteini, Fér. et d'Orb., 1839. (1/2 nat. Gr.) (Nach G. Pfeffer, l. c., 1912, Taf. IX, Fig. 1.)

Von vornherein wäre also zu erwarten, daß auch bei allen meeresbewohnenden Dibranchiaten genau dieselben Körperformen wiederkehren, wie wir sie von den Fischen kennen. Da-

bei darf aber nicht übersehen werden, daß die Lokomotion der Fische auf ganz andere Weise bewerkstelligt wird, als dies bei den Dibranchiaten der Fall ist. Das hauptsächliche Lokomotionsorgan der Fische ist die Schwanzflosse, deren Schläge in den meisten Fällen noch durch das Schlängeln des Körpers unterstützt werden; bei Reduktion der Schwanzflosse wird die Lokomotion in vielen Fällen allein durch das Schlängeln des sehr verlängerten Körpers bewirkt, in anderen aber von den langgestreckten Flossensäumen übernommen, die durch rasche undulatorische Bewegungen den Körper vorwärts oder rückwärts zu treiben vermögen. Nur äußerst selten funktionieren die paarigen Flossen der Fische als Lokomotionsapparate, wie dies z. B. beim Stichling (Gastrosteus) und bei den Rochen der Fall ist.

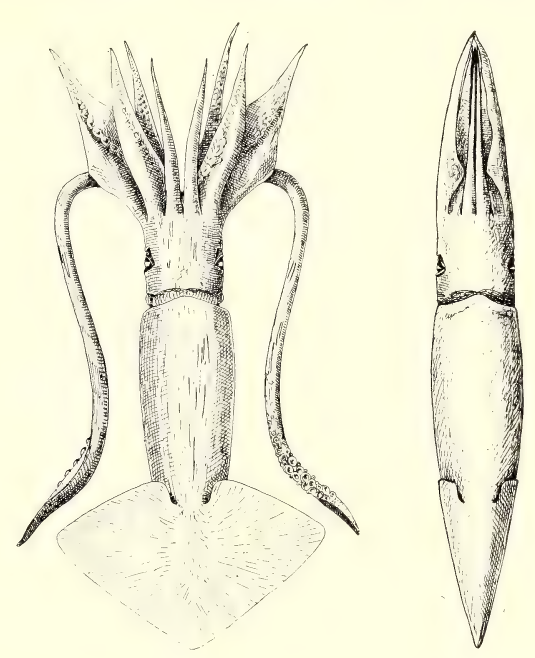


Fig. 31 a. Fig. 31 b.

Fig. 31 a. Beispiel eines torpedoförmigen (torpediformen) Mantels: Stenoteuthis Bartrami, Lesueur, 1821. (1/6 der nat. Gr.) Exemplar (Dorsalansicht) in der Stellung, in welcher die Dibranchiaten abgebildet zu werden pflegen, um Arme, Tentakel und Flossen möglichst vollständig zu zeigen. (Nach G. Pfeffer, l. c., 1912, Taf. XXXVI, Fig. 7.) — Fundort: Japan. — Im Museum in München.

Fig. 31 b. Dieselbe Art in Schwimmstellung, von oben gesehen. (Originalzeichnung.)

Die Körperachse der Fische steht mit sehr wenigen Ausnahmen beim schnellen Schwimmen horizontal und fällt mit der Bewegungsrichtung zusammen; hierbei ist der Bauch nach unten gewendet. Die wenigen Ausnahmen von dieser regelmäßigen Bewegungsform und Körperhaltung habe ich in meiner „Paläobiologie" zusammengestellt[1]).

Bei den Dibranchiaten wird jedoch die Lokomotion fast ausnahmslos durch das Ausstoßen von Wasser aus dem Trichter be-

1) O. Abel, Paläobiologie der Wirbeltiere, 1912, p. 210.

wirkt, der in der Regel auf der Unterseite des Kopfes liegt. Bei den Oktopodiden liegt der Trichter meist seitlich und mündet auf der Oberseite des Körpers aus. Bei den Cirroteuthiden liegt der

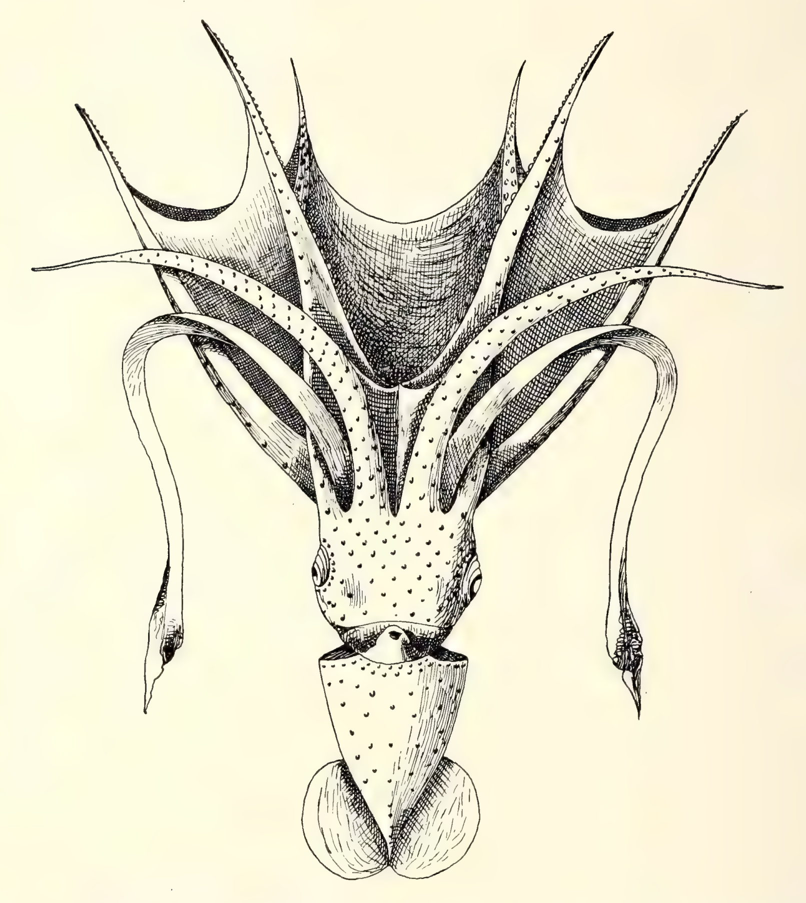


Fig. 32. Beispiel eines becherförmigen (caliciformen) Mantels: Histioteuthis Bonelliana, Fér., 1835. (Ventralansicht in $^1/_6$ nat. Gr.) (Nach G. Pfeffer, 1912, l. c., Taf. XXIV, nach der Beschreibung p. 297—298 ein wenig abgeändert.) — Der kugelig-gelatinöse, schlaffe Mantel trägt auf der Ventralseite große Leuchtorgane, und zwar auf den Armen, Kopf und Mantel. Auf den Armspitzen stehen schwarze Leisten, die an beiden Enden vom Arm deutlich abgesetzt sind; ihre Bedeutung ist unbekannt. Der Kopf ist stark asymmetrisch, was für alle Histioteuthiden bezeichnend ist (G. Pfeffer, l. c., p. 243). Außerdem sind die linken Arme länger, die linken Leuchtorgane kleiner und weniger zahlreich, das linke Auge größer und die Umrandung der Augen beiderseits ganz verschieden.

Trichter ventral; dieselbe Lage des Trichters finden wir auch bei einzelnen Oktopodiden, welche die benthonische Lebensweise mit der nektonischen sekundär vertauscht haben und dasselbe können

wir auch bei den Jugendstadien jener Oktopoden beobachten, welche eine schwimmende oder schwebende Lebensweise führen.

Man begegnet häufig in Lehrbüchern usw. der Angabe, daß die Cephalopoden nur nach rückwärts zu schwimmen vermögen, da der Trichter das Wasser nach vorne ausstößt und somit das Tier nach rückwärts treibt. Dies ist unrichtig oder doch zum mindesten ungenau. Freilich ist die Hauptbewegungsrichtung die nach hinten, aber da der Trichter bei fast allen Cephalopoden verstellbar ist und ebensowohl nach vorne wie nach einer beliebigen Richtung umgeklappt werden kann, so vermögen die sich durch Trichterstöße fortbewegenden Cephalopoden nach jeder beliebigen Richtung zu schwimmen, so wie es ja auch den Fischen möglich ist, nicht nur nach vorne, sondern auch nach hinten zu schwimmen.

Die vorherrschende Bewegungsrichtung ist also bei den Fischen nach vorne, bei den Dibranchiaten nach hinten gerichtet und selbst die Oktopodiden, die sich beim langsamen Kriechen auf dem Meeresboden nach vorne zu bewegen pflegen, entziehen sich bei der Annäherung eines überlegenen Feindes durch einige rasche Trichterstöße, die den Körper mit großer Gewalt nach hinten treiben.

Somit ist also bei den Dibranchiaten das Hinterende des Körpers dem Vorderende des Fischkörpers in physiologischer Hinsicht äquivalent. Spornartige Verlängerungen des Körperendes der Dibranchiaten dürfen daher nicht mit spitz zulaufenden Fischschwänzen, sondern nur mit den Rostralverlängerungen der Fische verglichen werden, wenn wir es versuchen wollen, die Anpassungstypen der Dibranchiaten und der Fische untereinander zu vergleichen.

Während bei den Fischen die normale Lokomotion durch Lateralschläge der Schwanzflosse bewirkt und durch ein Schlängeln des ganzen Körpers unterstützt wird, findet bei den Dibranchiaten, soweit Beobachtungen an lebenden Tieren vorliegen, niemals ein Schlängeln des Körpers statt. Daraus erklärt es sich, warum jene Anpassungstypen, bei denen das Schlängeln zuerst zur vorherrschenden und endlich zur ausschließlichen Lokomotionsart wurde wie bei den anguilliformen und taenioformen Fischen, unter den Dibranchiaten vollständig fehlen.

Hingegen tritt uns bei mehreren anderen Anpassungstypen der Dibranchiaten eine überraschende Übereinstimmung mit einzelnen Anpassungstypen der Fische entgegen, die bei einem Vergleiche der torpediformen und depressiformen Typen besonders stark in die Augen fällt.

So wie bei den aquatischen Wirbeltieren die schnellsten Schwimmer torpedoförmig gebaut sind (z. B. Lamna, Thynnus, Ichthyosaurus, Delphinus), so ist dies auch bei den Dibranchiaten der Fall, wofür aus dem Stamme der Oegopsiden Stenoteuthis Bartrami und aus dem Stamme der Myopsiden Loligo vulgaris als Beispiele zu nennen sind. Ebenso kehrt auch der Schollentypus mit abgeflachtem Körper und langen, schmalen Flossensäumen unter den Dibranchiaten wieder und wenn auch der Körper der Schollen lateral komprimiert ist, jener der Sepien dagegen dorsoventral abgeplattet erscheint, so ist doch der Anpassungstypus der Schollen in physiologischer Hinsicht durchaus jenem der Sepien gleichzustellen; die Übereinstimmung geht soweit, daß die lateralen Flossensäume der Sepien die gleichen undulatorischen Bewegungen beim ruhigen Schweben und Schwimmen ausführen wie die physiologisch lateral stehenden, aber morphologisch der Dorsal- und Analflosse äquivalenten Flossensäume der Schollen und daß die Flossensäume in beiden Fällen dazu dienen, um beim ruhigen Liegen auf dem Meeresboden Sand aufzuwühlen und über die Flanken des Körpers zu breiten. Dadurch ist einerseits eine Entdeckung des Tieres durch seine Feinde erschwert und anderseits wagen sich Krebse und Fische sorglos in die Nähe des Tintenfisches, der dann mit schnellem Ruck seine Tentakel aus den Taschen vorschleudert, um das überraschte Beutetier zu fesseln und in den Kreis der sessilen Arme hineinzuziehen.

Durch die beträchtliche Größenzunahme der Lateralflossen, wie sie uns bei Sepioteuthis Blainvilliana entgegentritt, geht der Schollentypus in den Rochentypus über. Den höchsten Grad der Rochenähnlichkeit haben jedoch nicht die Myopsiden, sondern ein Angehöriger des Oegopsidenstammes, Cucioteuthis Molinae, erreicht. Bisher sind von diesem merkwürdigen Dibranchiaten nur sehr wenige und zumeist stark beschädigte Exemplare zu unserer Kenntnis gelangt. Die Fangumstände waren in allen Fällen derartige, daß wir aus ihnen keine unmittelbaren Schlüsse über die Lebensweise des Tieres ziehen konnten. Die dorsoventral stark abgeflachte Körperform, die auffallend an die einer Raja erinnert,

berechtigt uns jedoch zu der Annahme, daß Cucioteuthis Molinae eine benthonische Lebensweise führt und die für Dibranchiaten ungewöhnlich starke Flossenmuskulatur dieses Cephalopoden zwingt uns zu der Schlußfolgerung, daß seine Flossen in der-

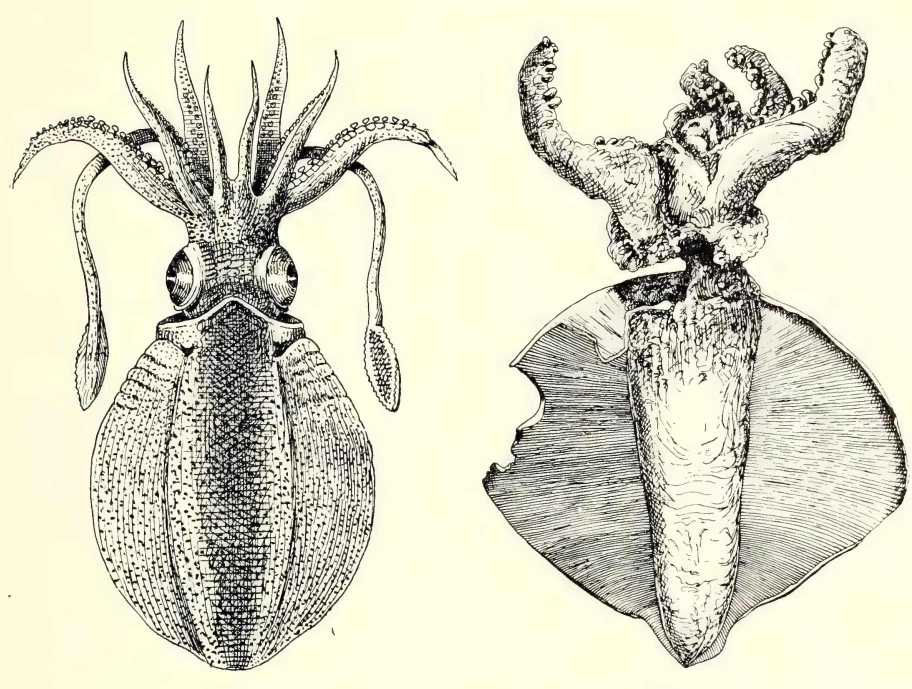


Fig. 33. Fig. 34.

Fig. 33. Beispiel eines rochenförmigen (rajiformen) Mantels: Dorsalansicht von Sepioteuthis Blainvilliana, Fér., 1839. (Ungefähr $^1/_3$ nat. Gr.) Fundort Java. (Nach A. d'Orbigny: Mollusques vivants et fossiles, Paris 1842, p. 327, Fl. XVII, Fig. 1.)

F. 34. Beispiel eines rochenförmigen (rajiformen) Mantels: Ventralansicht von Cucioteuthis Molinae, d'Orbigny, 1839. ($^3/_8$ nat. Gr.) (Nach L. Joubin, l. c., Fasc. XVII, 1900, Pl. XV, Fig. 11.) — Die rechte Flosse zeigt Bißspuren eines Zahnwals, wahrscheinlich eines Delphins. Die Kopfregion trägt zahlreiche Schnabelhiebe von Meeresvögeln, die im Herabstoßen auf den an der Meeresoberfläche treibenden Kadaver beobachtet wurden. — Die Streifen auf den großen Lateralflossen bezeichnen den Verlauf der Muskelflossen. — Von Tentakeln war keine Spur vorhanden, doch zeigte ein anderer Rest, der am 18. Juli 1895 im Magen eines erlegten Pottwals bei den Azoren angetroffen wurde, 2—3 cm lange Stummelreste der Tentakel. — Das Exemplar wurde auf der Campagne 1897 bei der Station 793 in 32° 32' N und 19° 25' O von der „Princesse Alice" erbeutet. — Die Farbe des Tieres war tief violett (L. Joubin, p. 56).

selben Weise als Lokomotionsapparat funktionieren wie bei den Rochen.

Die Abnahme der aktiven Schwimmfähigkeit hat bei den Fischen einerseits zu der Ausbildung globiformer,

anderseits zu der Entstehung aculeiformer Typen geführt.

Der globiforme Typus ist unter den Pediculaten besonders in den Familien der Lophiiden, Ceratiiden und Antennariiden, aber auch in anderen Gruppen (z. B. bei den Tetrodontiden) vertreten. Ursprünglich scheinen alle globiformen Fische Bewohner der ruhigen, mit Tangen bestandenen Tümpel gewesen zu sein, welche sich an geschützten Stellen von Korallenriffen oder Kalkalgenriffen bilden. In diesen Tangwäldern leben, durch die Färbung von der Umgebung kaum zu unterscheiden, die Vertreter der Gattung Antennarius. Zuweilen werden durch Stürme große Tangmassen aus diesen Tümpeln losgerissen und auf die hohe See getrieben, wo sie durch die Strömungen weiterverschleppt werden. Auf diese Weise ist Antennarius marmoratus zu einem ständigen Bewohner der Sargassosee geworden, wo er sich mit Hilfe seiner armähnlichen Pektoralflossen an die Tange anklammert und somit zu einem benthoplanktonischen Fisch geworden ist. Andere globiforme Typen sind entlang der steil in die Tiefsee abfallenden Gehänge der ozeanischen Korallenriffe zu abyssalen Typen geworden, wofür die Gattungen der Ceratiiden und die Antennariidengattung Chaunax ein Beispiel bilden. Daß auch der zur rein benthonischen Lebensweise übergegangene Lophius piscatorius von globiformen Vorfahren abstammt, beweist die globiforme Körpergestalt der Jungfische von Lophius.

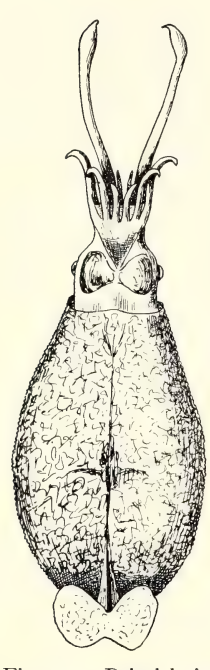


Fig. 35. Beispiel eines beutelförmigen (bursiformen) Mantels: Cranchia scabra, Leach, 1817. (Dorsalansicht in $^1/_2$ nat. Gr.) (Nach C. Chun, l. c., 1910, Taf. XLVIII, Fig. 2.) — Die ballonförmig aufgetriebene Mantelgestalt ist im Leben gewöhnlich nicht vorhanden, so daß das Tier normal schlank tonnenförmig ist; indessen hat es die Fähigkeit, den Körper „aufzublasen". — Das hier abgebildete Exemplar wurde im Vertikalnetz (bis auf 3500 m hinabgelassen) im Südäquatorialstrom am 8. September 1898 erbeutet und lebte noch einige Zeit. Die Figur wurde nach dem lebenden Tiere gezeichnet.

Eine Eigentümlichkeit vieler globiformer Fische ist das Vermögen, sich zu einer Kugel aufzublasen (z. B. Chaunax, alle Tetrodontiden und Diodontiden).

Als Entstehungsursache der Ausbildung der globiformen Typen unter den Fischen haben wir den Verzicht auf die aktive Schwimm-

fähigkeit und die Bevorzugung einer ruhig schwebenden Haltung anzusehen.

Gehen wir nunmehr zu der Frage über, welche Dibranchiaten einen globiformen Körper besitzen und was für eine Lebensweise diese globiformen Dibranchiaten führen, so ergibt sich folgendes.

Sämtliche Dibranchiaten besitzen, soweit ihre Larvenzustände bekannt sind, globiforme Larven.

Eine scheinbare Ausnahme macht Chiroteuthis Veranyi, als deren Larve die merkwürdige stabförmige oder baculiforme Type Doratopsis vermicularis[1]) von verschiedenen Forschern angesehen wurde. G. Pfeffer hat jedoch mit guten Gründen dargelegt, daß eine derartige Annahme sehr unwahrscheinlich ist und daß es sich zwar in Doratopsis vermicularis um einen Verwandten von Chiroteuthis Veranyi handelt, aber kaum um die Larve dieser Art. Die zuerst von Ficalbi gemachte und später von den meisten Forschern geteilte Annahme, daß Chiroteuthis Veranyi das Entwicklungsstadium von Doratopsis durchlaufen habe, beziehungsweise, daß die letztere Form das Larvenstadium dieser Art darstelle, ist aus verschiedenen Gründen, namentlich aber aus den von Pfeffer geltend gemachten Argumenten zu verwerfen.

Es scheint vielmehr auch für Doratopsis und ebenso auch für Chiroteuthis dasselbe wie für alle übrigen Dibranchiaten zu gelten: daß nämlich die Larvenformen eine globiforme Gestalt besitzen und daß erst im weiteren Verlaufe der ontogenetischen Entwicklung

---

1) Die Stabform ist eine der charakteristischen Anpassungsformen an die planktonische Lebensweise. Wie A. Steuer in seiner „Planktonkunde" (Leipzig und Berlin 1910, B. G. Teubner, p. 188 ff.) dargelegt hat, wird das Schweben der Planktonorganismen durch Einrichtungen ermöglicht, die dem Untersinken entgegenwirken; unter diesen sind jene Anpassungen für uns von Interesse, die sich auch bei den planktonischen Cephalopoden wiederfinden, nämlich die Ausbildung der Stabform (z. B. bei Synedra [Diatomee], bei Sagitta [Wurm], Lucifer [Krebs] usw.); ferner die Scheibenform (die derart geformten Typen werden auch als „Diskoplankton" bezeichnet); ferner die „Trommelform", die z. B. bei der Diatomee Antelminella gigas Schütt zu beobachten ist.

Die „Stabform" ist unter den planktonischen Cephalopoden bei Doratopsis vermicularis vertreten; dem Prinzipe der „Scheibenform" entspricht die Ausbildung der kreisrunden Schwebeflossen von Chirothauma und Grimalditeuthis; dem Prinzipe der „Trommelform" entsprechen die beutelförmigen bis kugeligen Typen, wie z. B. Cranchia, Teuthowenia usw. Das mechanische Prinzip dieser Anpassungen an das Schweben, bzw. dieser Einrichtungen, die dem Untersinken entgegenwirken, ist ohne weiteres verständlich.

eine Differenzierung der Körperform je nach der Lebensweise eintritt, welche die allmählich heranwachsenden Tiere einschlagen.

Die Larven und frühen Jugendstadien der Dibranchiaten haben nur in sehr geringem Maße die Fähigkeit einer Eigenbewegung und treiben in der Regel passiv an der Meeres-

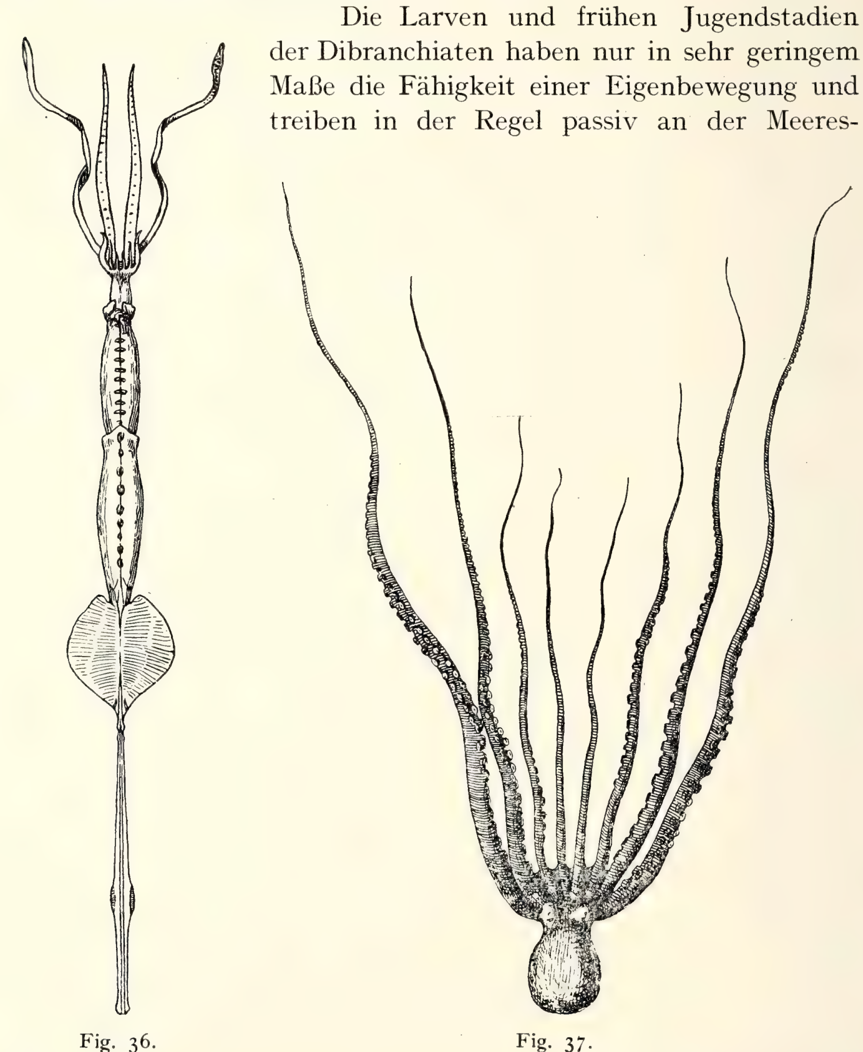


Fig. 36. Fig. 37.

Fig. 36. Beispiel eines stabförmigen (baculiformen) Mantels: Doratopsis vermicularis, Rüppell, 1845. (Nat. Gr.) Nach G. Pfeffer, l. c., 1912, Taf. XLVI, Fig. 2.)

Fig. 37. Beispiel eines Oktopoden mit globiformem Mantel und enorm verlängerten Armen: Octopus araneus, d'Orbigny, 1825. ($^1/_2$ nat. Gr.) (Nach Férussac-d'Orbigny, l. c., „Poulpes", Pl. V, Fig. 1.) — Körperlänge 215 mm, Länge des Mantelsacks 16 mm; die Armlängen der einzelnen Paare betragen 195, 170, 140 und 100 mm.

oberfläche; einzelne Arten, wie z. B. Teleoteuthis Caroli treten in ungeheuren Mengen an der Meeresoberfläche auf. Ebenso sind auch

von anderen Arten große Schwärme von Jugendexemplaren, an der Oberfläche treibend, beobachtet worden. Sie sind jedenfalls als Elemente des Oberflächenplanktons anzusehen.

Bei Sepia officinalis gibt die anfänglich globiforme Larve schon nach wenigen Tagen nach dem Verlassen der Eikapsel die planktonische Lebensweise auf, um sich, wie F. A. Bather gezeigt hat, an irgendwelche feste Gegenstände anzuheften. Bei anderen Dibranchiatentypen dauert das planktonische Leben länger an, um Schritt für Schritt in die nektonische Lebensweise überzugehen wie bei den Hochseedibranchiaten, die im erwachsenen Zustande einen torpedoförmigen Körper besitzen. Auch die Oktopoden leben in früher Jugend planktonisch und gehen erst allmählich zur benthonischen Lebensweise über. Nur verhältnismäßig wenige Typen scheinen die planktonische Lebensweise ohne Unterbrechung während des ganzen Lebens beizubehalten; vor allem sind dies die globiformen Cranchien, deren Körperbau sich auch im voll erwachsenen Zustande so larvenähnlich erweist, daß wiederholt von einem „Stehenbleiben auf dem Larvenstadium" bei diesen Formen gesprochen wurde. Viele dieser globiformen Cranchien besitzen die Fähigkeit, sich „aufzublasen", wie wir dies von den globiformen, planktonischen Fischen kennen. Wenn auch die aktive Schwimmfähigkeit bei diesen Typen nicht gänzlich verloren gegangen zu sein scheint, so werden wir doch erstens aus der allgemeinen Übereinstimmung der Körperform der globiformen Cranchien mit den globiformen, planktonisch lebenden Larven und zweitens aus der Fähigkeit, den eiförmigen Körper ebenso wie die Tetrodontiden, Diodontiden oder Chaunax „aufzublasen", den Schluß ziehen dürfen, daß die im erwachsenen Zustande globiformen Oegopsiden gleichfalls eine planktonische Lebensweise führen.

Wir werden aber zu prüfen haben, ob dieser Analogieschluß ganz allgemein gilt oder ob er einer Einschränkung bedarf. Auffallenderweise besitzen auch einige benthonische Myopsiden (Sepiola, Stoloteuthis, Rossia), sowie fast alle Oktopoden einen eiförmigen bis globiformen Körper. Dies scheint ein Beweis dafür zu sein, daß die globiforme Körpergestalt an und für sich noch keinen zwingenden Schluß auf die planktonische Lebensweise gestattet. Um diese Frage zu klären, ist es notwendig, die Anpassungen der betreffenden Oegopsiden und der Oktopoden zu analysieren.

Sepiola, Rossia und Stoloteuthis sind Typen, die in hohem Grade an das benthonische Leben angepaßt sind. Die Tiere

schwimmen zwar zuweilen mit Hilfe ihrer großen Lateralflossen, die dabei eine Flatterbewegung ausführen, aber den größten Teil ihres Lebens verbringen sie auf dem Boden liegend, in welchen sie sich mit Hilfe der Lateralflossen einwühlen. So sehen wir, daß der Mantel bei diesen Formen keineswegs dieselbe Aufgabe wie bei den schnellschwimmenden Hochseedibranchiaten zu erfüllen hat, bei denen er als „Wellenbrecher“ funktioniert. Dies ist wohl auch die Ursache, warum die Mantelform der drei genannten Gattungen auf dem Stadium stehen geblieben ist, das die frühen planktonisch lebenden Jugendstadien der Oegopsiden zeigen.

Rein globiform sind weitaus die meisten Oktopoden (Fig. 37). Bei diesen sind die Arme zu den hauptsächlichsten Bewegungsorganen des Tieres geworden, das mit ihrer Hilfe auf dem Meeresboden dahinkriecht und zwar geschieht dies entweder mit weit gespreizten, herumtastenden Armen, oder mit an der Spitze eingerollten Armen, wobei jedoch in beiden Fällen der Mantel hoch über dem Boden erhoben getragen wird (Fig. 1). Die Beute wird entweder von den Armen ergriffen, umstrickt und durch einen Giftbiß getötet, oder das Tier stürzt sich, wenn die Beute zu entrinnen droht, mit weit ausgebreiteten Armen über dieselbe, wobei der Trichter nach hinten umgeklappt wird. Nur bei Annäherung eines stärkeren Feindes entzieht sich z. B. Octopus vulgaris durch einige rasche Trichterstöße nach hinten einem Angriff. Das Schwimmen findet also bei Octopus vulgaris und den meisten Oktopoden nur selten statt und ist keinesfalls eine so häufig geübte Bewegung, daß dadurch die Körperform entscheidend beeinflußt werden könnte.

Die Ausbildung der globiformen Körpergestalt einiger Oegopsiden und der meisten Oktopoden ist also eine Folge des Aufgebens jener Schwimmbewegung, die für die nektonischen Hochseedibranchiaten kennzeichnend ist.

Bei jenen Oktopoden, die neuerlich zur nektonischen Lebensweise übergegangen sind und sogar zu schnellen Schwimmern wurden, ist jedoch ein den Oegopsiden[1]) und Myopsiden fremder Lokomotionsapparat zur Ausbildung gelangt: das ist der Armschirm, durch dessen Zusammenklappen das Tier rasch nach rückwärts getrieben wird.

---

1) Der Armschirm von Histioteuthis dient wohl ausschließlich als Fangapparat.

Ein weiteres Lokomotionsmittel besitzen die Cirroteuthiden in den kräftigen Lateralflossen. Auch bei Sepiola, Rossia und Stoloteuthis sind derartige, wenn auch nicht so bewegliche Lateralflossen ausgebildet worden, welche beim Schwimmen, wie wir bereits hervorgehoben haben, auf- und abwärts schlagen. Die Körperform, die für die nektonischen Hochseeoegopsiden bezeichnend ist, nämlich die Torpedoform, haben aber die sekundär nektonisch gewordenen Oktopoden nicht wieder erreicht.

Wir gelangen somit zu folgendem Ergebnisse:

Die globiforme Körpergestalt gestattet nur dann einen Schluß auf die planktonische Lebensweise der betreffenden Form, wenn ihr keine besonders spezialisierten Lokomotionsmittel (lange Greifarme, ein alle Arme verbindender Armschirm, Lateralflossen usw.) zu Gebote stehen, die das Festhalten, Kriechen, Schwimmen oder Eingraben ermöglichen. Daß nicht alle globiformen Fische ein planktonisches Leben führen, hat uns die Besprechung von Antennarius marmoratus gezeigt, der sich mit Hilfe seiner Pektoralen an Tange anklammert und von der planktonischen Lebensweise seiner Vorfahren zur benthonischen, bzw. pseudoplanktonischen Lebensweise übergegangen ist.

Dies soll folgende Tabelle veranschaulichen:

Vergleich der Lebensweise einiger globiformer Fische und Dibranchiaten.

	Beispiele:	Charakteristische Anpassungen:	Lebensweise:
Fische	Diodon hystrix	Vermögen, den Körper zu einer Kugel aufzublasen	littoral, in ruhigen Tümpeln der Korallenriffe
	Chaunax pictus	do.	vorwiegend littoral, aber auch gelegentlich in größere Tiefen hinabsteigend, planktonisch
	Melanocetus Johnsoni	Körperstruktur außerordentlich zart	pelagisch, planktonisch
	Antennarius marmoratus	Pektoralen zu armähnlichen Klammerapparaten umgeformt	sessil benthonisch (pseudoplanktonisch in der Sargassosee)

	Beispiele:	Charakteristische Anpassungen:	Lebensweise:
Dibranchiaten	Cranchia scabra	Vermögen, den Körper zu einer Kugel aufzublasen	pelagisch, planktonisch
	Octopus macropus	rehr lange Kriech- und Greifarme	littoral, benthonisch
	Amphitretus pelagicus	Arme durch gemeinsamen Schirm verbunden	bathypelagisch, nektonisch
	Cirroteuthis Muelleri	Arme durch gemeinsamen Schirm verbunden, Lateralflossen als Ruder funktionierend	pelagisch, nektonisch
	Sepiola Rondeletii	Arme kurz, gedrungen, nicht durch gemeinsamen Schirm verbunden, Lateralflossen als Ruder und Grabschaufeln funktionierend	littoral, benthonisch
	Cirroteuthis meangensis	do.	abyssal, benthonisch

B. Die Flossen der lebenden Dibranchiaten.

Weitaus die Mehrzahl der lebenden Dibranchiaten besitzt häutige Flossen oder wenigstens Flossensäume, die in vielen Fällen, namentlich bei den schnellschwimmenden Hochseeräubern, von Muskelfasern durchzogen werden. Bei allen Oegopsiden, mögen sie auch noch so verschiedenartig geformt sein, sind Terminalflossen vorhanden, die sich freilich in Form, Größe und Funktion bei den einzelnen Typen wesentlich voneinander unterscheiden; sie sind selbst bei den hochgradig spezialisierten Tiefsee-Oegopsiden (z. B. bei Teuthowenia antarctica), allerdings rudimentär, noch vorhanden. Bei den Myopsiden sind vorwiegend laterale Flossensäume oder muskulöse Lateralflossen ausgebildet; vollständig fehlen terminale oder laterale Säume und Flossen der überwiegenden Mehrzahl der Oktopoden. Nur bei Octopus lentus (Fig. 42b) ist eine Terminalflosse vorhanden, die an der Vereinigungsstelle der beiden lateralen Hautsäume liegt und wahrscheinlich aus der Verschmelzung dieser beiden Säume hervorgegangen ist (vgl. die Abbildung bei A. E. Verrill), während die Oktopoden ursprünglich ein terminales Flossenpaar besessen haben, wie der Fund von Palaeoctopus Newboldi Woodw.

(Fig. 38) in der oberen Kreide von Sahel-el-Alma im Libanon[1]) und die Ontogenie von Octopus[2]) beweisen.

Ebenso wie bei den einzelnen Stämmen der lebenden Dibranchiaten die Flossen nach ihrer Lage, Form, Größe und Funktion sich wesentlich voneinander unterscheiden, ist auch die ontogenetische und die phylogenetische Entstehung der Flossen sehr verschieden.

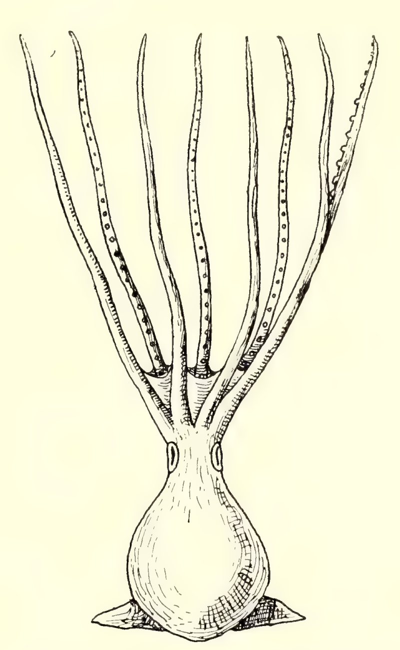


Fig. 38. Rekonstruktion von Palaeoctopus Newboldi, H. Woodward, 1896. (Ungefähr $^1/_2$ nat. Gr.) Geologisches Alter: Obere Kreide. — Fundort: Sahel-el-Alma (Libanon). — (Nach L. Dollo, Zoolog. Jahrb. 1912, Suppl. XV, Bd. I, Fig. A, p. 126.)

Wir wissen, daß bei den marinen Vertebraten die unpaarigen und die paarigen Flossen in der Form stark voneinander abweichen und daß diese Unterschiede durch die verschiedenartige Funktion der Flossen bedingt sind. Die Beobachtungen über die Flossenfunktion jener Dibranchiatentypen, welche lebend untersucht werden konnten, haben mit voller Klarheit gezeigt, daß auch hier ebenso wie bei den marinen Wirbeltieren die physiologischen Aufgaben der Flossen bei den verschiedenen Anpassungstypen durchaus verschieden sind. Stellen zwar die Arten, über welche derartige ethologische Beobachtungen vorliegen, nur einen ver-

1) H. Woodward: On a fossil Octopus (Calaïs Newboldi) from the Cretaceous of the Lebanon. Quarterly Journal of the Geolog. Soc., Vol. LII, p. 229. London 1896. — Derselbe: Calaïs Newboldi. Geological Magazine, Vol. III, p. 567. London 1896.

L. Dollo: Les Céphalopodes adaptés à la Vie Nectique Secondaire et à la Vie Benthique Tertiaire. Zoologische Jahrbücher 1912, Suppl. XV, Bd. I, p. 117, Textfig. A, p. 126.

2) E. Korschelt und K. Heider: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, p. 1120. Jena 1893.

„Wir können diese Höcker für nichts anderes als ein Paar rudimentärer Flossen ansehen, und betrachten sie als einen Hinweis darauf, daß die Oktopoden ursprünglich Flossen trugen, wie die Dekapoden."

Vgl. ferner L. Dollo, l. c., p. 117.

schwindend kleinen Bruchteil des großen Heeres der lebenden Dibranchiaten dar, weil die meisten Arten nur in totem Zustande in unsere Hände gelangen, so läßt sich doch schon auf Grund des vorliegenden Beobachtungsmateriales mit voller Sicherheit sagen, daß ebenso wie bei den Wirbeltieren auch bei den Dibranchiaten die Flossenform von der Flossenfunktion abhängig ist. Daraus ergibt sich, daß wir nach Durchführung der ethologischen Analyse der Flossen auf dem Wege von Analogieschlüssen auch für jene Arten die Flossenfunktion ermitteln können, welche zwar bisher nur tot in unsere Hände gelangt sind, aber in der Form und Lage der Flossen usw. mit jenen Typen übereinstimmen, die wir entweder in der Freiheit oder im Aquarium beobachten konnten. Wir können endlich — und das ist für die Frage nach der Lebensweise und der Rekonstruktion der Belemniten von entscheidender Wichtigkeit — aus der Feststellung der gegenseitigen Beziehungen zwischen der allgemeinen Körperform und der Flossenform bei den lebenden einen Schluß auf die Flossenform jener fossilen Dibranchiaten ziehen, von denen nur die allgemeinen Körperumrisse bekannt sind, während die Flossen bei der Fossilisation verloren gingen.

I. Zahl und Lage der Flossen.

A. Nur ein Flossenpaar vorhanden:

a) terminal gelegen:

I. beide Flossen getrennt.

(So bei den Jugendformen der überwiegenden Mehrzahl der Dekapoden, z. B. Octopodoteuthis sicula, Fig. 7; Ommatostrephidenlarven, Fig, 14); ebenso im Embryonalzustand von Octopus; im erwachsenen Zustand seltener, z. B. bei Idiosepius, Sepiadarium, Pterygioteuthis Giardi, Bathothauma lyromma (Fig. 12), Corynomma speculator, Sandalops melancholicus (Fig. 26), Teuthowenia antarctica (Fig. 27), Palaeoctopus Newboldi (Fig. 38), Spirula);

II. beide Flossen auf der Dorsalseite des Mantels in verschieden großer Ausdehnung verschmolzen, einheitlich erscheinend.

(So bei der überwiegenden Mehrzahl der Dekapoden im erwachsenen Zustand; im frühen Larvenzustand weder bei Dekapoden noch bei Oktopoden bekannt);

b) infraterminal gelegen (infolge starken Längenwachstums des Körperendes nach hinten über die Flossen hinaus) (z. B. Taonius pavo (Fig. 11), Galiteuthis armata (Fig. 28));

c) in der Mitte des Körpers gelegen:

I. dorsolateral gelegen
(z. B. Loligo media (Fig. 73), Loligo subulata);

II. lateral gelegen
(z. B. Cirroteuthis (Fig. 5, 19), Stauroteuthis (Fig. 20), Sepiola, Rossia (Fig. 25), Stoloteuthis (Fig. 46));

III. infolge hochgradiger Reduktion auf den Rücken verschoben
(Opisthoteuthis (Fig. 29));

d) die ganze Länge der Körperseite einnehmend (z. B. Sepioloidea, Sepia Orbignyana (Fig. 65), Octopus membranaceus (Fig. 42a; hier etwas kürzer als die Seite des Mantels), Octopus lentus (Fig. 42b; am Hinterende des Körpers sind beide Flossensäume miteinander verschmolzen und bilden einen lappenartigen, terminalen Vorsprung), Pinnoctopus cordiformis (Fig. 44; Lateralflossen verschmolzen, breit, von herzförmigem Umriß), Sepioteuthis Blainvilliana (Fig. 33), Cucioteuthis Molinae (Fig. 34), Ctenopteryx siculus (Fig. 45), Stoloteuthis iris (Flossen enorm vergrößert, jede für sich viel länger und breiter als der Mantel).

B. Zwei Flossenpaare vorhanden:

Typus A: vorderes Flossenpaar, das ursprünglich terminal stand, durch starke, pfeilförmige Verlängerung des Körperendes infraterminal geworden; an den Seiten dieser Verlängerung bildet sich in den ersten Anpassungsstadien ein selbständiger ventrolateraler Hautsaum aus, der sich vorne unter das dorsolateral stehende vordere Flossenpaar schiebt (z. B. bei Chirothauma imperator, Fig. 71); bei weiterer Anpassungssteigerung wächst der hintere Saum zu einer großen Flosse aus (Grimalditeuthis Bonplandi, Fig. 8).

Typus B: Die Terminalflosse wird durch enorme Verlängerung des spitz zulaufenden Mantelendes zu einer Infraterminalflosse, setzt sich aber in Form eines schmalen Hautsaumes beiderseits der spießartigen Körperverlängerung

nach hinten fort, wobei es zu der Ausbildung eines zweiten, hinteren Flossenpaares kommen kann (Doratopsis vermicularis, Fig. 41 d).

Typus C: Vampyroteuthis infernalis (Fig. 43; bisher noch nicht eingehender beschrieben).

II. Form der Flossen.

Die Formverschiedenheiten der Flossen sind bei den lebenden Dibranchiaten so außerordentlich groß, daß es unmöglich erscheint, eine erschöpfende Übersicht dieser Formenfülle in Gestalt einer Tabelle zusammenzufassen. Zudem sind zahllose Übergänge zwischen den einzelnen Formen vorhanden und wenn auch naturgemäß zwischen den Flossenformen, wie sie z. B. bei Stenoteuthis, Ctenopteryx, Cranchia, Grimalditeuthis, Histioteuthis, Chirothauma, Thysanoteuthis usw. so gewaltige Unterschiede bestehen, daß ein Auseinanderhalten dieser extremen Typen unschwer möglich ist, so sind doch so viele Bindeglieder vorhanden, daß eine Gliederung und Gruppierung fast alle Gattungen umfassen müßte. Gerade diese Formenfülle setzt uns aber in die Lage, Anpassungsreihen zusammenstellen und somit einen klaren Einblick in die phylogenetische Formwerdung der Flossen zu gewinnen.

Wenn wir uns die Frage vorlegen, ob zwischen der allgemeinen Körperform und der Flossenform ein Zusammenhang besteht, wie dies bei den Fischen festgestellt worden ist, so scheint dies auf den ersten Blick nicht der Fall zu sein. Erst bei genauerer Prüfung lassen sich auch bei den Dibranchiaten derartige Beziehungen erkennen. Wir wollen, um ein Beispiel herauszugreifen, zunächst jene Typen vergleichen, deren Terminalflossen eine rhomboidische oder deltoidische Form besitzen.

1. Rhomboidale und deltoidale Terminalflossenformen.

Stellen wir jene Dibranchiaten zusammen, welche solche Flossenformen aufweisen, so sehen wir, daß sie fast durchaus einen langgestreckten, torpedoförmigen Körper besitzen (z. B. Stenoteuthis (Fig. 31), Ommatostrephes, Onychoteuthis, Gonatus, Illex, Todarodes, Enoploteuthis, Loligo ex p.). Es gibt aber auch Arten, welche einen außerordentlich gestreckten, bolzenförmigen Körper in Verbindung mit deltoidalen Flossen aufweisen, z. B.

Loligo media (Fig. 73), Ancistroteuthis Lichtensteini (Fig. 30), und es gibt Arten mit stark verkürztem, zuckerhutförmigem Körper, welche gleichfalls deltoidische Flossen besitzen (z. B. Octopodoteuthis sicula (Fig. 7).

Da Formen wie Loligo media und Octopodoteuthis sicula Ausnahmen von der Regel bilden, daß die rhomboidale oder deltoidale Flossenform in Verbindung mit der Torpedoform des Körpers auftritt, so müssen wir der Frage näher treten, wie das Vorhandensein deltoidaler Flossen bei der bolzenförmigen Loligo media und der zuckerhutförmigen Octopodoteuthis sicula zu erklären ist.

Die Gattung Loligo umfaßt eine sehr große Zahl verschiedener Arten. Weitaus die Mehrzahl der Kalmar-Arten hat eine torpedoförmige Körpergestalt und Formen, wie sie uns in Loligo media oder Loligo subulata entgegentreten, gehören zu den Ausnahmen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die langgestreckten, bolzenförmigen Loligo-Arten von torpedoförmigen abstammen und daß somit die Bolzenform in diesem Falle als eine sekundäre zu betrachten ist.

Da sämtliche Loligo-Arten von Torpedoform deltoidale oder rhomboidale Flossen haben, so ist somit die gleiche Flossenform bei den bolzenförmigen Loligo-Arten als ein Erbteil aus der Zeit anzusehen, in der ihre Vorfahren noch Torpedoform hatten. Bei Loligo media ist noch die deltoidale Flossenform erhalten, wenn auch die Lateralecken bereits den Beginn einer Abrundung zeigen; bei Loligo subulata sind dagegen die Lateralecken verloren gegangen und der Rand der Flossen verläuft in einer Bogenlinie.

Wenden wir uns der Untersuchung von Octopodoteuthis sicula zu, so ist zunächst festzustellen, daß sie der Familie der Enoploteuthiden angehört und innerhalb derselben die Unterfamilie der Octopodoteuthinen vertritt. Für die Familie der Enoploteuthiden gilt dasselbe wie für die Gattung Loligo; die Gattung Enoploteuthis als Repräsentant der Familie besitzt einen torpedoförmigen Körper und Octopodoteuthis ist als ein von dieser Grundform abgeleiteter Typ anzusehen, der durch starke Verkürzung des Mantels eine zuckerhutförmige Körpergestalt erhalten hat.

Wie G. Pfeffer[1]) eingehend dargelegt hat, ist Octopodoteuthis sicula ein zur abyssalen Lebensweise übergegangener Enoplo-

---

1) G. Pfeffer: Die Cephalopoden der Plankton-Expedition. Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung, F. a. 1912, Bd. II, p. 213.

teuthide; während die Hochsee-Enoploteuthiden muskulös und kräftig gebaut sind, ist die Körperkonsistenz von Octopodoteuthis sicula schlaff, zum Teil gallertig gequollen bis häutig-gallertig und die Augen stark vergrößert. Beweist somit die Körperbeschaffenheit, daß hier eine Tiefseetype vorliegt, so zeigt uns der Verlust der Tentakel und die starke Reduktion der Armhaken, daß Octopodoteuthis sicula von der makrophagen Nahrungsweise seiner Vorfahren, welche als schnellschwimmende Räuber die Hochsee bewohnten, zur mikrophagen Nahrungsweise übergegangen ist.

Liegen auch aus der Familie der Enoploteuthiden keine Zwischentypen vor, welche sich mit Enoploteuthis und Octopodoteuthis zu einer Anpassungsreihe zusammenstellen ließen, so begegnen wir dafür in anderen Familien der Oegopsiden Übergangsformen zwischen den beiden Extremen. Solche Zwischenformen sind z. B. Mastigoteuthis glaucopis (Fig. 24) und Abraliopsis Morisii, soweit die allgemeine Körpergestalt und die Flossenform hierbei in Betracht kommen.

Die Analyse der hier besprochenen Formen hat uns somit folgendes Ergebnis geliefert:

Die rhomboidale oder deltoidale Form der Terminalflossen ist ein bezeichnendes Merkmal der torpediformen, schnellschwimmenden Hochseedibranchiaten. Sie ist außerdem bei einigen wenigen Typen erhalten geblieben, welche eine von der der erstgenannten verschiedene Lebensweise führen und eine andere Körperform angenommen haben, aber nur dann, wenn sie unmittelbar auf torpediforme Vorfahren zurückgehen.

2. Herzförmige, kreisförmige, querovale bis achterförmige Terminal- und Infraterminalflossenformen.

Während die bei Mastigoteuthis glaucopis (Fig. 24) im Verhältnis zum Körper sehr große Terminalflosse die Herkunft von einer rhomboidalen oder deltoidalen noch deutlich erkennen läßt, ist bei Mastigoteuthis cordiformis die Terminalflosse durch Abrundung der Seitenkanten herzförmig geworden. Diesem Typus reiht sich die Flossenform von Chiroteuthis Veranyi (Fig. 39) an, bei welcher die hintere Flossenspitze nur mehr einen kurzen, stumpfen Fortsatz bildet. Bei Leachia cyclura (Fig. 10) ist diese Spitze fast vollständig geschwunden, so daß die Terminalflosse eine querovale Form er-

halten hat. Bei Tracheloteuthis Guernei ist die Flosse noch stärker in die Breite gezogen, besitzt aber noch die kleine mediane Hinter-

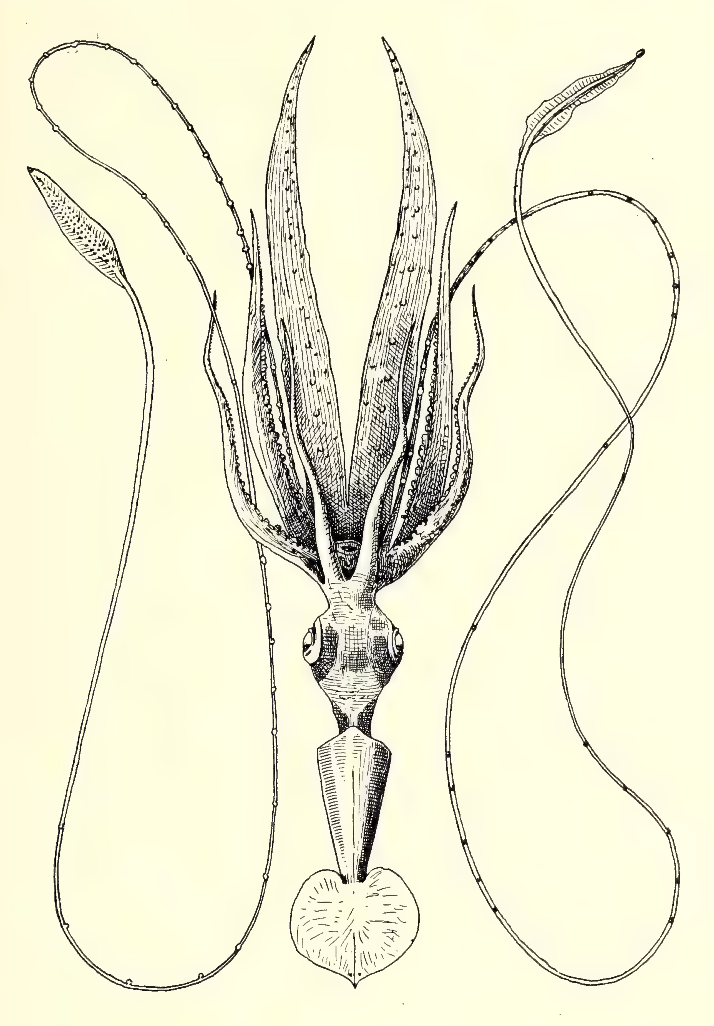


Fig. 39. Chiroteuthis Veranyi, Férussac, 1835. (Dorsalansicht in $^{1}/_{2}$ nat. Gr.) (Nach G. Pfeffer, l. c., 1912, Taf. XLV, Fig. 1.) — Die Tentakeln werden 9—13mal so lang als der häutig-gallertige, durchsichtige Mantel und sind peitschenschnurartig gebaut; sie sind mit vielen „Drüsenknöpfen" (C. Chun, 1910) besetzt, die nach Chun (l. c., p. 248) vielleicht giftige Sekrete absondern. Jeder Tentakel trägt 39—49 derartiger Knöpfe, auch am Endknopf der Keule steht ein solcher. — Gesamtfarbe fleischrot; auf den breiten Ventralarmen sowie im Innern der Mantelhöhle Leuchtflecke, die dem Tintenbeutel aufliegen.

spitze. Eine rein ovale Form tritt uns in der infraterminal gewordenen Flosse von Grimalditeuthis (Fig. 8) entgegen.

Die reine Kreisform treffen wir bei der gleichfalls infraterminal gewordenen Flosse von Chirothauma imperator (Fig. 71) und Doratopsis vermicularis (Fig. 41c) an.

Auch unter den Loliginiden begegnen wir der ovalen Terminalflossenform bei Loligo ellipsura Hoyle.

Bei einigen Oegopsiden (z. B. bei Histioteuthis, Fig. 32, und Pyroteuthis, Fig. 23) haben die beiden in der Mittellinie des Rückenendes vereinigten Terminalflossen die Gestalt einer querstehenden Acht (∞) erhalten. Diese „Achterform" ist dadurch zustande gekommen, daß die bei Chiroteuthis Veranyi noch vorhandene hintere Spitze der Terminalflosse verschwand und der hintere Flossenrand in der Mitte eingezogen wurde. Bei Histioteuthis ragen die bogenförmig geschwungenen Hinterränder über die scharfe Spitze des Körperendes hinaus, während bei Pyroteuthis margaritifera die scharfe Spitze des Hinterleibes ein kleines Stück weit über die Flosse hinaussteht.

Wenn wir uns nunmehr der Frage zuwenden, welche Beziehungen zwischen den in diesem Abschnitte besprochenen Flossenformen und der Körpergestalt bestehen, so fällt uns sofort auf, daß sich unter den verschiedenen Arten, welche derartige Flossenformen besitzen, nicht eine einzige von torpedoförmiger Körpergestalt befindet.

Andererseits müssen wir feststellen, daß die Körperformen der in dieser Gruppe vereinigten Arten keineswegs einem einheitlichen Typus angehören, sondern sehr verschieden gestaltet sind.

So hat Tracheloteuthis Guernei einen langen, zylindrischen Körper, dessen Hinterende abgerundet ist. Wie die großen Augen und die Körperkonsistenz beweisen, ist diese Art ein Bewohner der tieferen Wasserschichten der Hochsee.

Der Körper von Chiroteuthis Veranyi (Fig. 39) ist dagegen mit einem kurzen, spitzigen Kegel zu vergleichen und dieselbe Körperform, nur noch mehr verkürzt, tritt uns bei Histioteuthis Bonelliana (Fig. 32), Pyroteuthis margaritifera (Fig. 23) und Mastigoteuthis cordiformis vor Augen. Auch Loligo ellipsura gehört demselben Kegeltypus an.

Bei Grimalditeuthis und noch mehr bei Chirothauma ist der Körper sehr stark in die Länge gezogen.

Diese Verlängerung des Körperendes nach hinten, wobei es zu der Ausbildung sekundärer Terminalflossen kommt, während die primären Terminalflossen dadurch in eine infraterminale Stellung

gebracht worden sind, ist jedenfalls von der torpediformen Hochseetype mit rhomboidalen oder deltoidalen Terminalflossen abzuleiten.

Einen eigentümlichen Körpertypus, den man am treffendsten als „Kelchform“ bezeichnen kann, repräsentieren die Gattungen Leachia (Fig. 10) und Chaunoteuthis (Fig. 9).

Wenn wir nach gemeinsamen Eigentümlichkeiten aller dieser Typen suchen, so finden wir als gemeinsames Merkmal die häutige oder gequollen-gallertige Körperbeschaffenheit, welche für alle Dibranchiaten mit geringer aktiver Bewegungsfähigkeit bezeichnend ist (vgl. p. 52).

Dies legt die Vermutung nahe, daß die Funktion der Flossen bei diesen muskelschwachen, häutigen und gallertigen Cephalopoden von jener der muskulösen, torpediformen, schnellschwimmenden Hochseeräuber verschieden ist. Wir werden dieser Frage später näher treten müssen. Jedenfalls werden wir die Dibranchiaten mit herzförmigen, kreisförmigen, querovalen oder achterförmigen Endflossen als sekundäre Typen zu betrachten haben, die das schnellschwimmende Hochseeleben mit einer Lebensweise vertauschten, bei welcher die aktive Bewegungsfähigkeit sehr herabgemindert ist.

3. Lanzettförmige bis lorbeerblattförmige Terminalflossenformen.

Bei einigen Oegopsiden treten sehr langgestreckte Terminalflossen, mitunter nur vom Charakter schmaler Hautsäume, auf. Ausnahmslos handelt es sich hier um sehr langgestreckte Körpertypen. Die Verlängerung des Mantels ist aber in verschiedener Weise zustande gekommen und daraus erklärt es sich, warum die nach diesem Typus geformten Flossen entweder aus der Umformung der primären Endflossen oder durch Neubildungen entstanden sind.

So ist die spitze Blattform, welche uns die Terminalflosse von Chiroteuthis famelica darbietet, aus der normalen, rhomboidalen oder deltoidalen Flossenform abzuleiten. Das gleiche ist auch bei Crystalloteuthis glacialis und bei Taonius pavo (Fig. 11) sowie bei Desmoteuthis der Fall. Auch bei Galiteuthis armata (Fig. 28) und Toxeuma belone geht die außerordentlich schmale und langzugespitzte Flosse auf denselben Ausgangspunkt zurück.

Daß die schmale Lanzettform der Terminalflosse einen sekundären Zustand darstellt, geht z. B. aus der ontogenetischen Ent-

wicklung von Galiteuthis armata Joubin hervor, bei welcher die jüngsten bekannten Stände ovale Terminalflossen und nur eine geringe Spießlänge aufweisen[1]).

Auf einem ganz anderen Wege sind jedoch die schmalen Hautsäume entstanden, welche den langen Endspieß des Körpers von Doratopsis (Fig. 41) begleiten. Bei Chirothauma macrosoma (Fig. 70) und Chirothauma imperator (Fig. 71) sind sie bedeutend größer und bei Grimalditeuthis Bonplandi (Fig. 8) zu einer großen, einem Ilex-Blatte ähnlichen Terminalflosse geworden. Daß es sich nicht um einfache Verlängerungen der primären Terminalflossen handelt, geht mit voller Klarheit aus dem gegenseitigen Verhalten der terminalen zur infraterminalen Flosse bei Chirothauma hervor, wo die sekundäre, nunmehr terminal gewordene Flosse, die primäre, infraterminal gewordene Flosse deutlich untergreift[2]) (Fig. 70 u. 71).

Da also die langgestreckten, lanzettförmigen bis blattförmigen Endflossen der Oegopsiden sicher auf zwei verschiedenen Wegen entstanden sind, so ist der Schluß berechtigt, daß es sich hier um konvergente Anpassungen handelt, welche ausschließlich den extrem verlängerten Körpertypen eigentümlich sind.

Bei allen Formen, bei denen derartige Flossenformen auftreten, fehlen Muskelstränge in den Flossen entweder vollständig oder sind sehr schwach ausgebildet, woraus sich ergibt, daß diese Flossen keine oder nur eine sehr geringe aktive Bewegungsfähigkeit besitzen können.

4. Schmetterlingsförmig vereinigte oder als getrennte rudimentäre Lappen entwickelte Terminalflossen.

Wir haben bereits Dibranchiaten mit achterförmigen Flossen kennen gelernt. Aus dieser Flossenform ist der Typus abzuleiten, den wir bei Doratopsis exophthalmica (Fig. 41a) vorfinden. Die Flosse zeigt hier einen sehr tiefen medianen Einschnitt am Hinterrande; das Körperende ist in einen langen Spieß verlängert, der zu

---

1) C. Chun: Die Cephalopoden. Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition mit dem Dampfer „Valdivia" 1898—1899, 1910, Bd. XVIII, p. 382, Taf. 60, Fig. 1 und 3.

2) Während der Schwanzsaum von Chirothauma imperator ventral von der primären Terminalflosse verläuft, ist er bei Doratopsis (Chiroteuthis) vermicularis in die Fläche der Terminalflosse aufgenommen (G. Pfeffer: l. c., 1912, p. 557).

beiden Seiten je eine Reihe sehr kleiner lappenartiger Hautanhänge trägt, die sehr an die Hautlappen des feinen Rückenfadens bei der Jugendform von Fierasfer acus erinnern, die der Jugendform das Schweben erleichtern und dem erwachsenen, zu einem Parasiten gewordenen Tiere fehlen (Fig. 40).

Bei den Cranchiiden treffen wir z. B. bei Cranchia scabra im erwachsenen Zustande Terminalflossen an, die noch in der Mittellinie untereinander verbunden sind und in ihrer Gesamtform an einen Schmetterling mit gespreizten Flügeln erinnern (Fig. 35). Bei Liocranchia globula sind sie noch fast achterförmig.

Bei einer Anzahl hochspezialisierter Arten, welche ausnahmslos Bewohner großer Meerestiefen sind, ist eine Spaltung der sonst in der Regel vereinigten Terminalflossen zu beobachten. Wie schon früher erwähnt wurde, sind bei fast allen bisher bekannten Jugend-

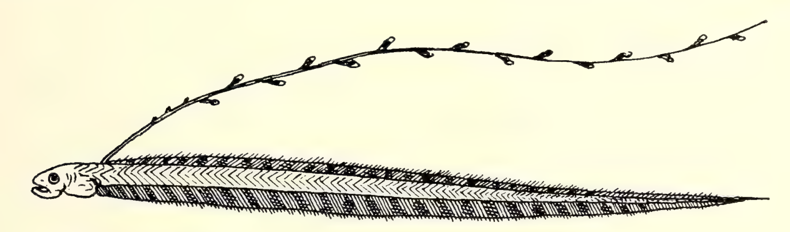


Fig. 40. Planktonische Jugendform von Fierasfer acus (= „Vexillifer"). (Nat. Gr.) Fundort: Adria bei Triest. — Leg.: Prof. Dr. I. C. Cori. — Original im paläobiologischen Lehrapparate der Wiener Universität. (Originalzeichnung.)

stadien der Oegopsiden die Terminalflossen während des Larvenlebens getrennt und es stellen daher die Flossenformen der erwachsenen Individuen aus den hochspezialisierten Gattungen Corynomma, Bathothauma, Bathyteuthis, Benthoteuthis, Sandalops, Teuthowenia usw. einen Zustand dar, der außerordentlich an die Larvenformen der anderen Dibranchiaten erinnert und daher auch als „Larvenzustand" bezeichnet worden ist. Ebenso gleicht die Körpergestalt dieser Typen in hohem Grade den Larvenformen von im erwachsenen Zustande torpediformen Hochseeoegopsiden. Auch in diesem Falle ist früher vielfach von der „Larvenform" des Körpers die Rede gewesen. Ebenso ist noch von G. Pfeffer (l. c., p. 639) der Armapparat der Cranchiiden als „rückständig" bezeichnet worden.

Man könnte nun meinen, daß es sich hier um einen Fall der „Umkehrbarkeit" der Entwicklung handelt, die ja noch immer von

einigen Zoologen und Paläozoologen angenommen zu werden scheint[1]).

Bei einer genaueren Prüfung des anatomischen Baues jener Tiefseedibranchiaten, welche in mancher Hinsicht larvenähnlich erscheinen, ergibt sich jedoch, daß diese Ähnlichkeiten nur äußerlich sind und daß sowohl in der Art des Flossenansatzes als auch im Verhältnisse der Körperform zum Körperbau ebenso wie im Baue des Armapparates tiefgreifende Verschiedenheiten zwischen den Larvenstadien der Dibranchiaten und den larvenähnlichen, aber erwachsenen Tiefseeformen bestehen.

Für gewöhnlich liegt bei den Oegopsiden das hinterste Ende des Eingeweidesackes im Conus des Gladius[2]). Dieser primäre Zustand ist innerhalb der Familie der Cranchiiden, z. B. bei Leachia und bei Taonius, noch erhalten.

Hingegen liegen bei Cranchia, Liocranchia, Teuthowenia, Bathothauma und Liguriella ganz andere Verhältnisse vor[3]).

Die Mantelachse, die bei den Oegopsiden vom geradlinig verlaufenden Gladius gebildet zu werden pflegt, verläuft bei Cranchia, Liocranchia und Teuthowenia nur bis zum vorderen Flossenansatz parallel mit dem Gladius; von dieser Stelle an wendet sich jedoch der Conus ventralwärts, um an der Ventralseite des Mantels als kleine Spitze wieder hervorzutreten. Nur in seltenen Fällen erreicht diese Spitze eine beträchtlichere Größe, wie bei Liocranchia Reinhardti.

Es bedarf nach dieser von G. Pfeffer gegebenen Darstellung wohl kaum mehr eines ausdrücklichen Hinweises darauf, daß hier keine primitiven oder „Larvenzustände" vorliegen, sondern im Gegenteil hochspezialisierte Merkmale.

Die eigentümliche Spezialisation des Gladius von Cranchia, Liocranchia und Teuthowenia hat aber bei den Gattungen Bathothauma und Liguriella eine weitere Steigerung erfahren. Die Achse des Gladius ist auch bei diesen Gattungen geknickt, aber die Lanceola endet weit vor dem Mantelende, das breit abgerundet abschließt.

---

1) So z. B. vertritt E. Stromer v. Reichenbach in seinem „Lehrbuch der Paläozoologie", 1912, Bd. II, diesen Standpunkt (p. 285) und verwechselt hierbei, wie das in analogen Fällen immer zu geschehen pflegt, die Formanpassungen mit dem inneren Bau.

2) Über die Benennung der einzelnen Abschnitte des Gladius vgl. G. Pfeffer: l. c., 1912, p. 18—19.

3) G. Pfeffer: l. c., 1912, p. 641—642.

Ferner ist das Ende des Gladius — die Lanceola — sehr stark verkürzt, so daß sein nach unten abgeknicktes Ende nicht mehr die Ventralseite des Mantels durchbricht, sondern im Inneren des Mantels eingeschlossen bleibt.

Schon G. Pfeffer hat darauf hingewiesen, daß der zuletzt besprochene Typus auf das Cranchia-Stadium zurückzuführen ist.

Daraus ergibt sich aber, wie ich glaube, weiter, daß in Zukunft nicht mehr von einem „Larvenzustand" der

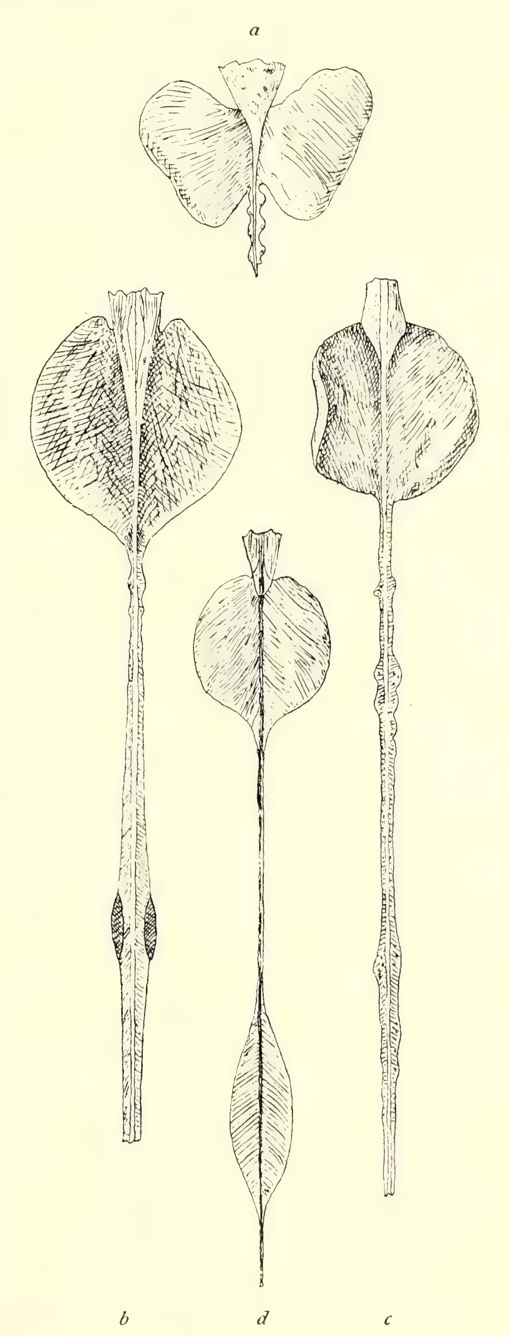


Fig. 41. *a*: Hinterende des Körpers von Doratopsis exophthalmica, Chun, 1910 („Valdivia"-Expedition, Station 26, Canarische Strömung). Vergr. 3 : 1. (C. Chun, l. c., Taf. XLVI, Fig. 2, p. 290.)

b: Hinterende des Körpers von Doratopsis vermicularis, Rueppell, 1845. (Nach G. Pfeffer, l. c., 1912, Taf. XLVI, Fig. 1, p. 556, Verg. 2 : 1.)

c: Hinterende des Körpers von Doratopsis vermicularis, Rueppell, 1845. (Nach G. Jatta, l. c., Taf. XXXI, Fig. 2, p. 111.) (Vergr. nicht angegeben, aber wahrscheinlich 2 : 1.)

d: Hinterende des Körpers von Doratopsis vermicularis, Rueppell, 1845. (Nach G. Pfeffer, l. c., Taf. XLVI, Fig. 3, p. 556; Vergr. 2 : 1.)

Anmerkung: Der längste Körperanhang, der bisher beobachtet wurde, erreichte nach G. Pfeffer (l. c., p. 557) 128 % der Mantellänge. Wie die drei abgebildeten Körperenden von Doratopsis vermicularis zeigen, besteht in der Zahl und Größe der kleinen Lappen des Endspießes eine große Variabilität. Der laterale Saum liegt nicht ventral von der Infraterminalflosse, sondern geht in dieselbe über.

Cranchiiden gesprochen werden darf. Könnte etwa noch ein Zweifel an dem hohen Spezialisationsgrade von Bathothauma aufgeworfen werden, so mag darauf hingewiesen werden, daß bei dieser Gattung ein neuer Stützapparat für die beiden getrennten Terminalflossen ausgebildet worden ist, der in einer gebogenen Querstange mit schaufelförmigen Enden besteht, an denen die Flossen angeheftet sind und der mittels dreier nach vorne gegen das Gladiusende konvergierender Stäbchen mit dem Gladius in Verbindung tritt. Hier liegt doch wohl ohne Zweifel eine Neubildung vor, die jede Deutung der Spezialisation von Bathothauma als die eines „Larvenzustandes" endgültig ausschließt.

Ebenso haben wir schon früher bei Besprechung des Armapparates der Cranchiiden zeigen können, daß von einem „rückständigen" Zustande desselben keine Rede sein kann und daß derselbe ebenso hoch spezialisiert ist wie die Flossen und das Innenskelett.

Liegt also bei den hier besprochenen Typen keine Übereinstimmung mit Larvenzuständen, sondern nur eine auffallende äußere Ähnlichkeit mit solchen vor, so können wir diese wohl nur dadurch erklären, daß die larvenähnlichen Cranchiiden nicht eine einfache phylogenetische Fortsetzung des in der Jugend von fast allen Oegopsiden durchlaufenen Larvenstadiums bilden, sondern daß sie nach Durchlaufung eines vom jetzigen verschiedenen Anpassungsstadiums ihrer Vorfahren wieder zur Lebensweise der Larven zurückgekehrt sind, ohne daß aber dabei die in früheren stammesgeschichtlichen Stufen durchlaufenen Anpassungen und Organisationsänderungen gänzlich verwischt werden konnten.

Die larvenähnlichen Cranchiiden bilden somit, wie alle analogen Fälle, eine neue Bestätigung der Richtigkeit des Dolloschen Gesetzes.

5. Schmale laterale Flossensäume.

Bei einigen Gruppen der Dibranchiaten fehlen die Terminalflossen, aber es finden sich an der Körperseite schmale Hautsäume ausgebildet. Solche Säume sind in typischer Ausbildung bei allen Arten der Gattung Sepia vorhanden, finden sich aber auch bei verschiedenen Oktopodiden wie bei Octopus membrana-

ceus[1]), Octopus arcticus[2]) und Octopus lentus[3]); besonders breit sind sie bei Pinnoctopus cordiformis[4]); auch bei Stauroteuthis

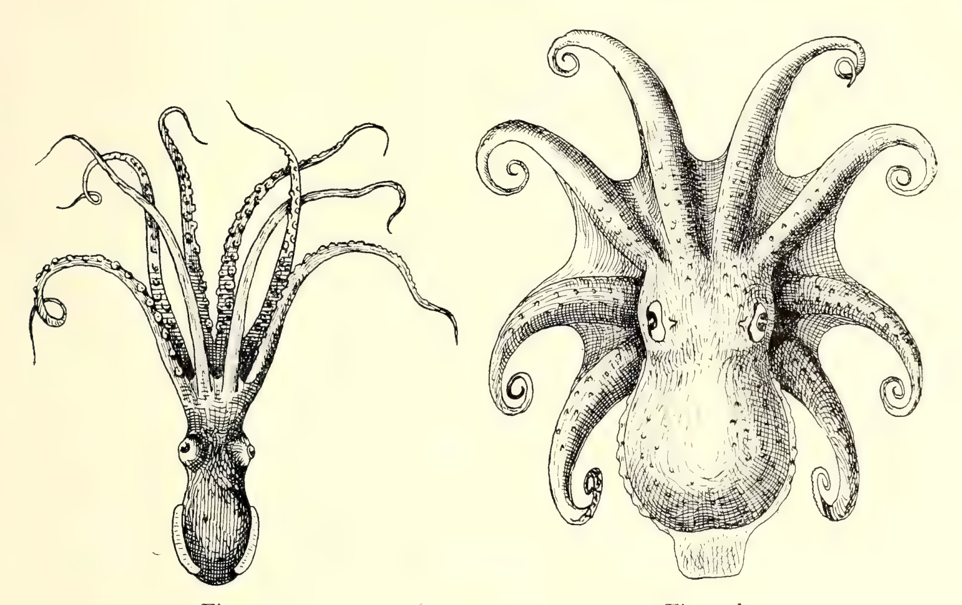


Fig. 42a. Fig. 42b.

Fig. 42a. Beispiel eines Oktopoden mit schmalen, lateralen Flossensäumen: Octopus membranaceus, Quoy et Gaimard, 1832. (Dorsalansicht in $^3/_4$ nat. Gr.) (Nach Quoy et Gaimard, Zoologie du Voyage de l'Astrolabe 1832, Vol. II, Pl. VI, Fig. 5, p. 89.) — Gesamtlänge: 95 mm; Mantellänge: 17 mm; Länge des vierten (ventralen) Armes: 60 mm; Länge des dritten Armes: 60 mm; Länge des zweiten Armes: 70 mm; Länge des ersten (oberen) Armes: 54 mm.

Fig. 42b. Beispiel eines Oktopoden mit lateralem Flossensaum: Dorsalansicht eines Weibchens von Octopus lentus, Verrill, 1880. ($^1/_2$ nat. Gr.) — Körper gallertig, von lateraler Membran umgeben, die ihre größte Breite am Hinterende des Körpers erreicht, wo sie lappenartig vorspringt. — Körper dorsoventral abgeflacht. — Arme an den Basen durch gemeinsame Membran verbunden. — Farbe tief rotbraun, mit vielen kleinen weißen runden Flecken auf den Armen und auf dem Mantel. — Bei den in Alkohol konservierten Exemplaren schrumpft die laterale Membran stark ein und ist dann nur schwach angedeutet. — Ostküste Nordamerikas, benthoabyssal. — (Nach A. E. Verrill, l. c., 1881, Pl. XXXV, Fig. 2, p. 375.)

1) Férussac et d'Orbigny: Histoire naturelle gén. et part. des Céphalopodes acétabulifères vivants et fossiles, p. 43, Pl. X, Fig. 4 und Pl. XXVIII, Fig. 1. Paris 1835—1840.

2) A. E. Verrill: The Cephalopods of the Northeastern Coast of America. Transactions Connecticut Acad. Arts and Sci, 1880—1881, Vol. V, Pl. XXXIV, Fig. 5 und Pl. LI, Fig. 1, p. 368. — (Als Octopus Bairdii Verr. beschrieben).

3) Ibidem: Pl. XXXV, p. 375.

4) Pinnoctopus cordiformis ist von Quoy und Gaimard in der „Zoologie du Voyage de l'Astrolabe" 1832, Pl. VI, Fig. 2, p. 27 abgebildet und beschrieben worden. Die breiten Lateralflossen sind am Hinterende des Körpers in der Mittel-

syrtensis[1]) ist in der vorderen Hälfte des Körpers ein lateraler Flossensaum ausgebildet.

Auf die Frage nach der Funktion dieser Flossensäume werden wir später zu sprechen kommen; hier soll nur die heterogene Entstehung dieser Säume erörtert werden.

Auf den ersten Blick bieten die Flossensäume einer Sepia, z. B. die von Sepia kobiensis[2]) und jene des Octopus membranaceus keine wesentlichen Unterschiede dar. Betrachten wir jedoch die hinteren Ansätze der Säume, so ergeben sich wesentliche Unterschiede. Bei Sepia kobiensis setzen sich die Flossensäume auf der Ventralseite des Körperendes an, während sie bei Octopus membranaceus auf der Dorsalseite des Mantels angeheftet sind.

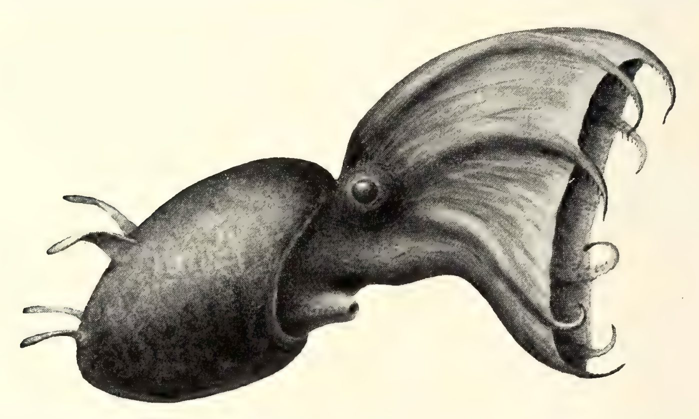


Fig. 43. Vampyroteuthis infernalis Chun. 3mal vergrößert. Jeder Arm trägt zwei Reihen von Cirrhen; auf dem Rücken stehen zwei schmale Flossenpaare hintereinander; die Farbe des Tieres ist samtschwarz mit einem Stich ins Violette; der Augenhintergrund ist rubinrot. — Tiefseeform. (Aus C. Chun: Aus den Tiefen des Weltmeeres, 2. Aufl., 1903, p. 88, Jena, G. Fischer.)

Diese Verschiedenheiten sind in einer verschiedenen Entstehung der Lateralsäume bei den beiden Arten begründet. Es ist festgestellt, daß die lateralen Säume von Sepia

---

linie vereinigt und umsäumen die Flanken des Körpers, dem sie in der Dorsalansicht einen herzförmigen Umriß verleihen. Vgl. ferner Férussac et d'Orbigny: Monographie des Céphalopodes acétabulifères, l. c., p. 62, Poulpes, Pl. X, Fig. 1 und d'Orbigny: Mollusques vivants et fossiles, p. 193, Pl. II, Paris 1842. — Unter den Oktopoden besitzt keine zweite Art so große Flossensäume.

1) A. E. Verrill: l. c., Pl. XXXII, Fig. 1.

2) W. E. Hoyle: Report on the Cephalopoda collected by H. M. S. „Challenger" during the years 1873—1876. The Voyage of H. M. S. „Challenger." Zoology, Part XLIV, Vol. XVI, 1886, p. 143, Pl. XVIII, Fig. 8.

aus den terminalen Flossen hervorgegangen sind; die Lateralsäume von Octopus membranaceus und der übrigen Octopus-Arten sind dagegen Neubildungen und haben nichts mit den Terminalflossen zu tun, die nur in sehr frühen Jugendstadien auftreten und noch während der ontogenetischen Entwicklung gänzlich verloren gehen.

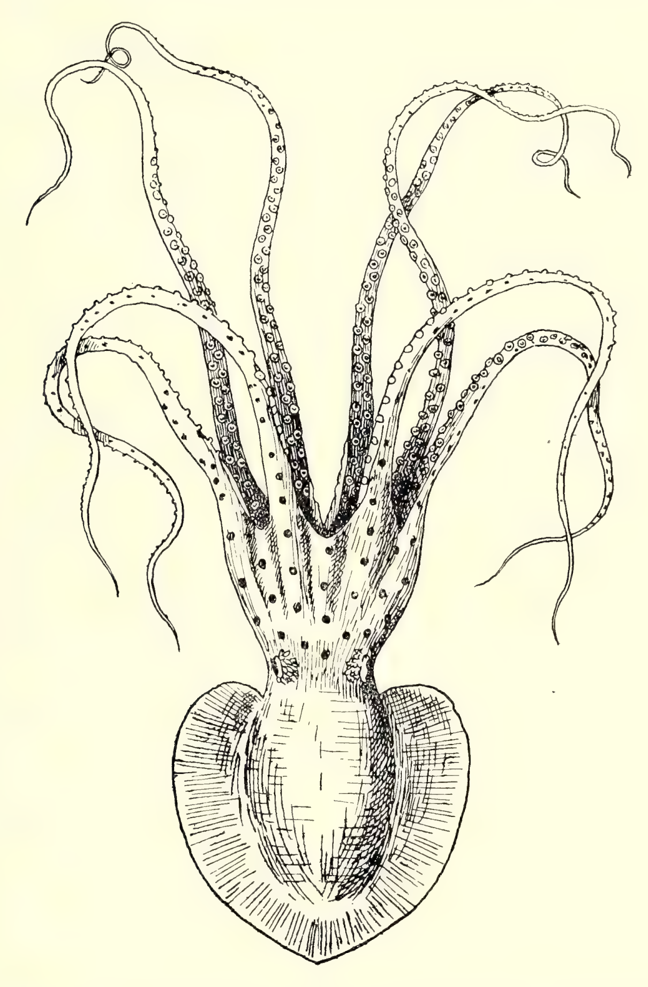


Fig. 44. Ein Oktopode mit breiten Lateralsäumen: Pinnoctopus cordiformis, Quoy et Gaimard, 1832. — Totallänge 100 cm, Mantellänge 21 cm. Küstenregion von Neuseeland. — (Nach Quoy et Gaimard; Kopie nach d'Orbigny, Mollusques vivants et fossiles, Paris 1842, Pl. II.)

Da somit die Flossensäume von Sepia und Octopus auf ganz verschiedene Weise entstanden sind, so sind dieselben als konvergente Anpassungen zu betrachten.

6. Breite, bogig abgerundete und stark ausgezackte Flossensäume.

Ctenopteryx siculus (Fig. 45) repräsentiert in der Form und im inneren Bau der Flossen einen unter den Dibranchiaten vollständig

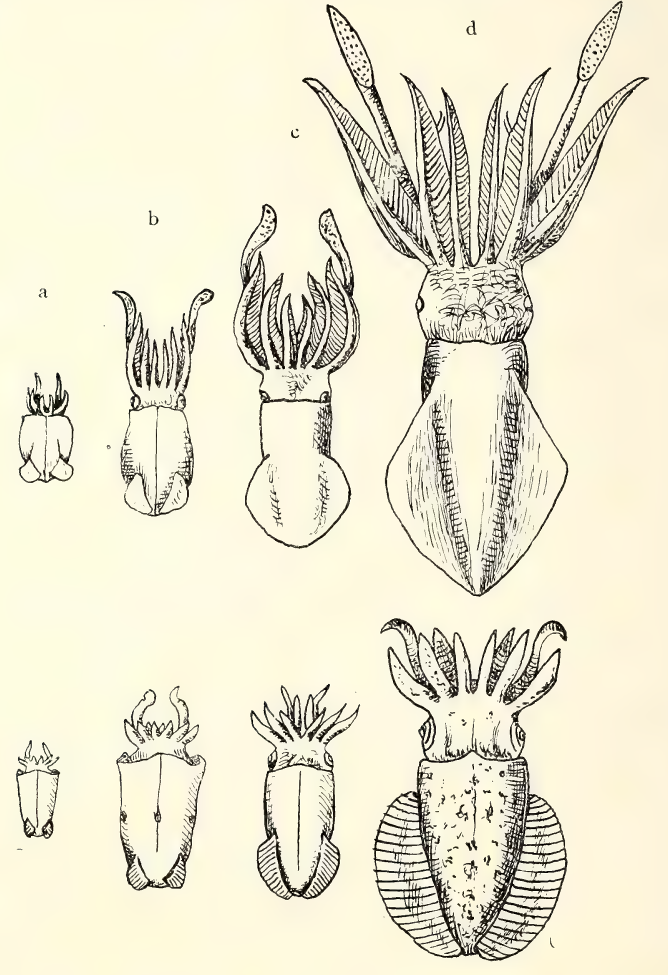


Fig. 45. Unten (1—4): Ctenopteryx siculus, Vérany, 1851.
Fig. 1: Exemplar aus Messina, 2 mal vergr., aus G. Pfeffer, l. c., Taf. XXVII, Fig. 21.
„ 2: „ „ „ 4 „ „ „ „ „ „ „ „ „ 22.
„ 3: „ „ „ 2 „ „ „ „ „ „ „ „ „ 18.
„ 4: „ „ „ 2 „ „ „ „ „ „ „ „ „ 17.
Oben (a—d): Thysanoteuthis rhombus, Troschel, 1857.
Fig. a: 2 mal vergr. Nach G. Pfeffer, l. c., Taf. XXVII, Fig. 27.
„ b: 2 „ „ „ „ „ „ „ „ „ 29.
„ c: 2 „ „ „ „ „ „ „ „ „ 31.
„ d: 2 „ „ „ „ „ „ „ „ „ 33.

isolierten Typus. In früher Jugend liegen die Flossen wie bei den meisten Oegopsidenlarven getrennt voneinander am Hinterende des Körpers, rücken jedoch im weiteren Verlaufe des Wachstums immer weiter nach vorne, bis sie bei ausgewachsenen Formen die ganze Länge des Seitenrandes einnehmen. Im Jugendzustande ist der Flossenrand einfach, aber bei völlig erwachsenen Tieren stark ausgezackt. Diese Erscheinung ist durch die eigentümliche Anordnung der Muskelfasern bedingt, welche sich bei Ctenopteryx abweichend von allen anderen Cephalopoden zu einzelnen Querstützen der Flossen ausbilden, deren Maximalzahl in jeder Flosse 18 beträgt.

7. Breite, rochenförmige Lateralflossen.

Bei einigen wenigen Dibranchiaten sind die Lateralflossen so sehr verbreitert, daß sie die Mantelbreite beträchtlich übertreffen. Unter den Oegopsiden hat Cucioteuthis Molinae (Fig. 34) diesen Typus erreicht, während unter den Myopsiden Sepioteuthis Blainvilliana (Fig. 33) und Sepioteuthis Lessoniana durch stark verbreiterte Lateralflossen gekennzeichnet sind.

Durch diese Vergrößerung der Lateralflossen erhält der Körper von Sepioteuthis und noch mehr der von Cucioteuthis einen Umriß, der in auffallender Weise mit dem Körperumriß der Rochen oder einzelner Pleuronektiden übereinstimmt. Der Umriß von Cucioteuthis Molinae ist geradezu mit dem von Raja clavata zu vergleichen.

Diese weitgehende Übereinstimmung in der Körperform der benthonisch lebenden Rochen und Schollen mit Sepioteuthis und Cucioteuthis berechtigt uns zu der Annahme, daß auch diese beiden Dibranchiaten die gleiche Lebensweise führen.

Hingegen werden wir uns davor hüten müssen, auch Thysanoteuthis rhombus deshalb als eine benthonische Type anzusehen, weil die im Jugendzustand terminal stehenden Flossen im weiteren Verlaufe der ontogenetischen Entwicklung sehr rasch an Größe zunehmen und im erwachsenen Zustand mit ihrer Ansatzfläche fast bis an die vordere Grenze des Mantelrandes gerückt erscheinen. Der Flossenansatz ist hier jedoch nicht rein lateral wie bei Sepioteuthis und Cucioteuthis, sondern liegt noch immer dorsal und die ganze Körperform zeigt keinerlei dorsoventrale Abplattung. In Thysanoteuthis rhombus liegt somit ein Typus vor,

der sich an die Körperformen der großflossigen Loligo-Arten anschließt.

8. Große, meist ovale Lateralflossen mit breiter Flossenbasis.

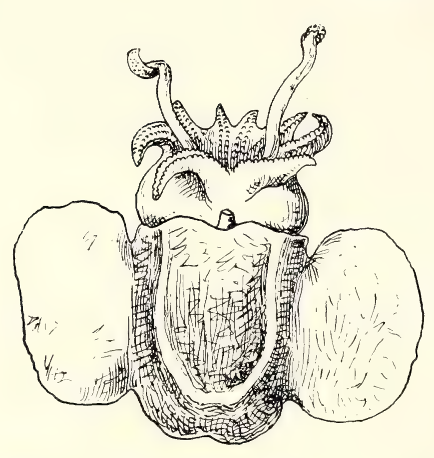


Fig. 46. Ventralansicht von Stoloteuthis leucoptera, Verrill, 1878. (Junges Weibchen, $^3/_1$ nat. Gr.) — Die Augen stehen auf der Dorsalseite des Kopfes und sind daher hier nicht sichtbar. Die Flossen sind ungefähr so lang als der Mantel, schrumpfen aber nach dem Tode ein. Die sessilen Arme sind sehr kurz, die Tentakelenden reichen, voll ausgestreckt, bis zum Körperende. — Farbe der Oberseite des Mantels bunt opalfarben mit orangebraunen Punkten, sonst silberweiß bis blauweiß; Oberseite der Augen opalfarben mit silberblauen und roten Tinten. — Ostküste Nordamerikas; mit Grundnetzen in 170 bis 220 m erbeutet. — (Nach A. E. Verrill, l. c., 1881, p. 347, Pl. XXXI, Fig. 4.)

Bei den benthonischen Gattungen Sepiola, Rossia und Stoloteuthis haben sich die lateralen Säume des Mantels zu großen, meist ovalen Lateralflossen entwickelt, welche mit breiter Basis den Seitenrändern des Mantels ansitzen. Bei der abyssalen Type Stoloteuthis iris ist jede Lateralflosse viel größer als der Mantel und beide reichen ziemlich weit hinter das Körperende hinaus. Diese Art gehört, wie schon früher hervorgehoben wurde, zu den merkwürdigsten und extremsten Anpassungstypen unter allen lebenden Dibranchiaten.

Jedenfalls ist anzunehmen, daß die drei genannten Gattungen als phylogenetische Vorstufe das Sepia-Stadium durchlaufen haben.

9. Schaufelförmige Lateralflossen mit schmaler Flossenbasis.

Bei Cirroteuthis, Stauroteuthis, Cirrothauma und Froekenia sind Lateralflossen ausgebildet, welche mit verhältnismäßig sehr schmaler Basis den Seitenrändern des Mantels ansitzen und von einem quer durch den Mantel verlaufenden Knorpelstab gestützt werden, der z. B. bei Stauroteuthis in der Medianlinie nach hinten spitzwinkelig vorspringt. Diese Lateralflossen sind offenbar aus dem lateralen Hautsaum hervorgegangen, den wir bei Octopus membranaceus oder Octopus lentus kennen gelernt haben und sind somit

ganz anderer Entstehung als die Lateralflossen von Sepiola, Stoloteuthis und Rossia.

Bei Opisthoteuthis depressa sind diese Lateralflossen zwar noch vorhanden, aber hochgradig rudimentär und im gänzlichen Schwinden begriffen.

10. Vier gleich große, kleine, schmale Dorsalflossen.

Nur bei einem einzigen Dibranchiaten aus der Gruppe der Oktopoden, Vampyroteuthis infernalis (Fig. 43), sind auf der Rückenseite des Mantels zwei Paar kleiner, schmaler, ruderförmiger Flossen vorhanden. Leider ist die Art bisher noch nicht genauer beschrieben und nur durch die Abbildung C. Chuns in seinem Werke „Aus den Tiefen des Weltmeeres" (2. Aufl., 1903, p. 88, Jena, G. Fischer) oberflächlich bekannt geworden. Jedenfalls gehört diese höchst merkwürdige Art zu der Familie der Cirroteuthiden und lebt in der Tiefsee. Welche Funktion die Flossen haben, ist noch nicht ermittelt; es ist fraglich, ob sie als Ruder dienen, denn sie sind im Vergleiche mit den Lateralflossen der Gattungen Cirroteuthis, Cirrothauma, Stauroteuthis und Froekenia sehr klein. Ferner ist es auffallend, daß sie nicht an den Flanken, sondern auf dem Rücken stehen. Die noch ausstehende Monographie der Oktopoden der „Valdivia"-Expedition und des „Michael Sars" wird uns hoffentlich über die Frage aufklären können, ob die Flossen von Muskelsträngen durchzogen sind oder nicht und ob sie in derselben Weise an einem knorpeligen Stützapparat wie die Lateralflossen von Cirroteuthis oder Stauroteuthis (Fig. 20) befestigt sind. Jedenfalls ist die Zahl und Lage dieser vier Flossen eine unter den Dibranchiaten einzig dastehende Erscheinung.

11. Alle Flossen und Flossensäume fehlen.

Hierher gehören die meisten Oktopoden (die Mehrzahl der Octopus-Arten, sowie die Gattungen Tremoctopus, Amphitretus, Philonexis, Eledonella, Bolitaena usw.).

III. Funktion der Flossen.

I. Muskulöse Terminalflossen, meist von rhomboidaler bis deltoidaler Form:

Funktion: a) beim langsamen Schwimmen durch aktive Wellenbewegungen das Schweben und Schwimmen unterstützend (Beispiel: Illex, Loligo);

b) beim schnellen Schwimmen funktionslos und um das Körperende zusammengerollt (Beispiel: Illex, Loligo);
c) beim gelegentlichen Herausschnellen aus dem Wasser gespreizt und als Fallschirm funktionierend. (Beispiel: Stenoteuthis Bartrami).

II. Muskelschwache oder muskellose Terminalflossen und Infraterminalflossen, meist von herzförmiger, kreisförmiger, querovaler bis achterförmiger Form; ferner terminale oder laterale, muskellose Hautsäume; lanzettförmige, lorbeerblattförmige, schmetterlingsförmige oder in zwei kleine terminale Lappen aufgelöste Terminalflossen:

Funktion: ausschließlich als Balanzierapparat dienend, infolge Fehlens einer starken Muskulatur stets in gespreizter Haltung verharrend, nicht oder nur unvollkommen einrollbar. (Beispiele: Chiroteuthis, Doratopsis, Grimalditeuthis, Chirothauma, Histioteuthis, Pyroteuthis, Taonius, Leachia, Cranchia, Bathothauma, Sandalops).

III. Muskulöse Lateralsäume:

Funktion: a) beim Schwimmen durch aktive Wellenbewegungen das Schweben und Schwimmen unterstützend. (Beispiele: Ctenopteryx, Sepia, Sepioteuthis, Cucioteuthis; nur bei Sepia beobachtet);
b) beim Liegen auf dem Meeresboden durch aktive Wellenbewegungen den Körper eingrabend (nur bei Sepia beobachtet);
c) beim Anheften an Felsen zusammen mit dem abgeplatteten Bauch und dem ventralen Armpaar eine Saugscheibe bildend (nur bei Sepia, namentlich im Jugendzustande beobachtet).

IV. Muskulöse Lateralflossen mit breiter Flossenbasis:

Funktion: a) beim Liegen auf dem Boden durch lebhafte Schläge von oben nach unten den Körper in den Sand oder Schlamm des Meeresbodens eingrabend (Beispiele: Sepiola, Rossia, Stoloteuthis, Inioteuthis[1]));

---

1) Bei Inioteuthis Morsei, Verrill, 1881 (l. c., p. 417) sind die kugelig vergrößerten Augen am Hinterrande und Außenrande durch eine schräge Hautfalte

b) beim Schwimmen durch lebhafte Schläge von oben nach unten (Flatterbewegung) als Lokomotionsapparat funktionierend (Beispiele: Sepiola, Rossia, Stoloteuthis).

V. Muskulöse Lateralflossen mit schmaler Flossenbasis:
Funktion: a) beim Schwimmen oder Eingraben nach jeder beliebigen Richtung schlagend, Lokomotionsapparat (Cirroteuthis, Stauroteuthis, Cirrothauma, Froekenia);
b) beim Schweben ausgebreitet, Balanzierapparat (Cirroteuthis, Stauroteuthis, Froekenia).

VI. Muskellose, rudimentäre Flossen:
Funktion: a) Lateralflossen: funktionslos (Beispiel: Opisthotheuthis);
b) Terminalflossen: funktionslos (Beispiel: Teuthowenia).

VI. Das Einzelleben und das Leben in Schwärmen.

Für die Beurteilung des gehäuften oder vereinzelten Vorkommens der fossilen Dibranchiaten ist es von Wichtigkeit, über das gesellige oder vereinzelte Leben der rezenten Arten einen Aufschluß zu erhalten.

Leider liegen darüber nur sehr wenige zuverlässige Angaben vor, so daß wir uns von diesen Lebensgewohnheiten nur ein sehr unvollständiges Bild zu machen vermögen.

Verhältnismäßig am besten sind wir über das Einzelleben oder Schwarmleben derjenigen Arten unterrichtet, welche die Küstengewässer bewohnen oder doch zu bestimmten Zeiten die Küsten aufsuchen.

Die wenigen, in der Literatur verstreuten Angaben über die geselligen Lebensgewohnheiten der rezenten Dibranchiaten sind folgende:

1. Octopus vulgaris: lebt in der Jugend gesellig, im Alter allein[1].

---

von unten und hinten geschützt (W. Hoyle, Challenger Report, Cephalopoda, l. c., Pl. XIV, Fig. 1, p. 112), die wohl nur die Aufgabe haben kann, das Auge vor Sandkörnern u. dgl. beim Eingraben in den Meeresboden abzuschließen. Bei anderen grabenden Formen wie bei Rossia Oweni, Ball., sind die Augen durch eine mehr lateral stehende Falte von unten her geschützt (W. Hoyle, ibidem, Pl. XV, Fig. 1, p. 114).

1) Férussac et d'Orbigny: Histoire naturelle génerale et part. des Céphalopodes acétabulifères vivants et fossiles, p. 7, Paris 1835—1840.

2. Sepiola: lebt immer allein[1]).
3. Philonexidae: leben in großen Scharen in der Hochsee[2]).
4. Illex illecebrosus: lebt truppweise in der Hochsee und erscheint zu gewissen Zeiten in ungeheuren Schwärmen in der Nähe der Ostküste Nordamerikas[3]).
5. Loligo vulgaris: erscheint zu gewissen Zeiten in großen Schwärmen an der Meeresoberfläche, wo sie von Raubfischen, Zahnwalen, Raubvögeln und vielleicht auch von Meeresschildkröten eifrig verfolgt wird[4]).
6. Loligo Pealei: im frühen Jugendzustand frei an der Oberfläche schwimmend. Diese Art tritt meistens in großen Schwärmen auf und zwar sind die Individuen eines Schwarmes meist von gleicher Größe. Die größeren Schwärme bestehen aus jüngeren Individuen, während die älteren Tiere nur in kleineren Schulen schwimmen, die ältesten und größten Männchen gewöhnlich allein oder von kleineren Weibchen begleitet. Diese merkwürdige Sonderung der Schwärme nach der verschiedenen Körpergröße der Individuen ist nach A. E. Verrill dadurch bedingt, daß die jüngeren Tiere von den größeren verfolgt und gefressen werden[5]).

   Ich habe schon früher die Vermutung ausgesprochen, daß diese Sonderung der Schwärme nach verschiedener Körpergröße dadurch bedingt ist, daß sich die Angehörigen einer Brut zusammenschließen und von den älteren Bruten von allem Anfang an getrennt halten. Dies ist z. B. auch bei jenen Süßwasserfischen zu beobachten, die in den ersten Lebensjahren nicht stirpivor sind (z. B. bei dem Aitel

1) Ibidem, p. 226.

2) Ibidem, p. 86.

3) A. E. Verrill: The Cephalopods of the North-Eastern Coast of America. Transactions Connect. Acad. Arts and Sci., Vol. V, p. 281, New Haven 1878—1882.

4) Im Magen einer Thalassochelys caretta fand L. Joubin unbestimmbare Reste von dibranchiaten Cephalopoden (L. Joubin: Céphalopodes provenant des Campagnes de la „Princesse Alice“ (1891—1897). Résult. Camp. scient. acc. sur son Yacht par Albert I etc., Fasc. XVII, p. 10, Monaco 1900. — Es ist wahrscheinlich, daß die Karettschildkröte auch die Loligoschwärme an der Oberfläche des Meeres verfolgt. Unter den Feinden der Kalmare sind auch vielleicht die Robben anzuführen, welche ja z. B. im hohen Norden andere Dibranchiaten, wie Gonatus Fabricii, eifrig verfolgen.

5) A. E. Verrill: l. c., p. 323.

(Leuciscus squalus) unserer Flüsse und Seen) und doch getrennte „Jahrgangsschulen" bilden. In dem Maße, als die Schwärme durch verschiedene Feinde allmählich dezimiert werden, nehmen die Angehörigen einer Brut an Zahl ab und darauf ist es zurückzuführen, daß die älteren Jahrgänge kleinere Schulen bilden als die jüngeren, bis die ältesten Individuen schließlich zu Einsiedlern werden. Genau das gleiche dürfte wohl auch für die in der Jugend schwarmweise lebenden Dibranchiaten-Arten gelten. Daraus erklärt sich sehr einfach das gesellige Leben der Jugendformen und das Einsiedlerleben der alten Individuen von Octopus vulgaris.

7. Sepia officinalis: der gemeine Tintenfisch bewohnt nur in den wärmeren Monaten die mitteleuropäischen Küsten und zieht sich bei Beginn des Winters in größere Tiefen zurück; erst im Frühjahre erscheint er in großen Scharen wieder und zwar sind nur erwachsene Exemplare bei diesen Massenwanderungen beobachtet worden. Sehr alte Tiere dürften ebenso wie Octopus vulgaris ein Einsiedlerleben führen[1]). In der Paarungszeit steigen die Weibchen, wie es scheint, einzeln an die Meeresoberfläche.
8. Todarodes sagittatus: lebt gesellig[2]).
9. Ocythoe tuberculata: lebt pelagisch und gesellig[3]).
10. Loligo Forbesii: lebt gesellig[4]).
11. Teleoteuthis caribaea: lebt in früher Jugend gesellig in großen Scharen an der Meeresoberfläche. Nach G. Pfeffer[5]) ist in den oberflächlichsten Wasserschichten kein anderer Cephalopode so häufig als wie junge T. Caribaea.

Aus diesen freilich nur sehr dürftigen Angaben gewinnt man den Eindruck, daß die nektonischen, torpediformen Hochseedibranchiaten mit Ausnahme sehr alter Individuen eine gesellige Lebensweise bevorzugen und daß das gleiche auch für diejenigen

---

1) C. I. Cori: Der Naturfreund am Strande des Adria und des Mittelmeergebietes, p. 54, Leipzig 1910.

Férussac et d'Orbigny: l. c., p. 264.

2) G. Jatta: I. Cefalopodi viventi nel Golfo di Napoli, in: Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 1896, Vol. XXIII, p. 5.

3) Ibidem, p. 5.

4) Ibidem, p. 5.

5) G. Pfeffer: Cephalopoden der Plankton-Expedition, 1912, l. c., p. 42.

Formen gilt, welche die litorale Flachsee bewohnen. Die Angabe vom Einzelleben der Sepiola scheint mir einer Überprüfung dringend bedürftig; entweder spielt hier die fossoriale Lebensweise eine Rolle oder es leben nur die älteren Individuen einzeln, während die jungen ein Schwarmleben führen. Über die geselllige oder vereinzelte Lebensweise der Tiefseedibranchiaten vermögen die bisherigen Fänge keinen Aufschluß zu geben; sind doch von den 130 bisher bekannten Arten der Oegopsiden nicht weniger als 80 Arten (60 %) nur durch ein einziges Exemplar vertreten[1])! Die Erscheinung der „Belemnitenschlachtfelder"[2]) des süddeutschen Juras regt zur Prüfung der Frage an, ob auch diese fossilen Dibranchiaten vorwiegend in Schwärmen lebten[3]). Wir kommen im zweiten Teile dieser Abhandlung noch einmal auf diese Frage zurück.

1) G. Pfeffer: Cephalopoden der Plankton-Expedition, l. c., p. 792.

2) Es mag in diesem Zusammenhange an die Mitteilung erinnert werden, daß im Februar und März große Mengen von Dosidicus gigas d'Orbigny an die Westküste Südamerikas geworfen zu werden pflegen; die eigentliche Heimat dieses Tieres ist jedoch die Hochsee in großer Entfernung von der Küste (G. Pfeffer, l. c., p. 516).

3) Férussac und d'Orbigny (l. c., p. 50) haben die Meinung vertreten, daß fast alle Cephalopoden truppweise leben. Dies dürfte mit den oben dargelegten Einschränkungen richtig sein. Dagegen ist G. Jatta (l. c., 1896, p. 5) der Ansicht, daß nur Loligo vulgaris, Todarodes sagittatus, Loligo Forbesii und Ocythoë tuberculata gesellig leben, alle anderen Dibranchiaten dagegen nicht. Dies ist zweifellos unrichtig.

Die Lebensweise der fossilen Dibranchiaten.

I. Die bisherigen Hypothesen über die Lebensweise der Belemniten.

I. De Férussac und A. d'Orbigny (1835—1840):

„Nous ne regardons dés lors l'empilement des locules dans l'os de Seiche, que comme un moyen donné a cet animal pour se soutenir dans les eaux, à défaut d'autres moyens de satisfaire à ce besoin de son existence. On peut expliquer de même la forme de l'osselet des Bélemnites et des Spirules. Dans le premier genre, pour que le poids énorme de l'osselet de l'etui crétacé de l'extrémité de l'osselet ne detruisît pas l'équilibre de l'ensemble, il devenait indispensable qu'il fut soutenu par quelque appareil, et telles sont, sans doute, les fonctions que l'epilement des loges de l'intérieur était appelé à remplir, en se trouvant peut-être toujours plein d'air; ce qui pourrait nous faire admettre cette supposition, c'est ce que nous voyons pour les Spirules, dont la coquille remplit positivement cet objet"[1]).

II. F. A. Quenstedt (1849):

„Da die Cephalopoden rückwärts schwimmen, so sind sie hinten um so mehr der Gefahr des Stoßes ausgesetzt, je stärker sie sich bewegen. Ein langer, die Stöße auffangender Stachel war also ein sehr passendes Organ, das zu gleicher Zeit auch als eine Waffe gegen den Feind dienen konnte. Der Schwere des Stachels wurde durch die Luftkammern der Alveole das Gleichgewicht gehalten, die in der Mitte gelegen das Tier in die horizontale natürliche Lage brachten. Zu gleicher Zeit brachen die Kammern auch den Stoß, der sich durch den elastischen Raum gerade den zartesten Eingeweiden des Tieres nur sehr geschwächt mitteilen konnte".

---

1) Férussac et d'Orbigny: Histoire naturelle génerale et part. des Céphalopodes acétabulifères vivants et fossiles, p. 35, Paris 1835—1840,

An einer späteren Stelle erwähnt Quenstedt, daß manche Belemniten verschiedenen festsitzenden — er gebraucht den Ausdruck „schmarotzenden" — Meerestieren zur Ansatzstelle oder zum Wohnort gedient haben und beschreibt einen Belemnites elongatus aus den Amaltheentonen des deutschen Lias, dessen Phragmokon mit Schalenresten von Serpula und Plicatula besetzt ist; dieser Belemnit muß nach dem Tode des Tieres längere Zeit auf dem Meeresboden gelegen sein, „denn man will doch wohl nicht annehmen, daß bei ausgewachsenen Tieren die Scheide ganz aus der Haut heraustrat, also schon bei Lebzeiten des Tieres sich fremde Bewohner darauf ansiedeln konnten"[1]).

III. F. A. Quenstedt (1885):

„. . . . daß das Ganze ein inneres Knochengerüst war, daran kann man wohl kaum zweifeln, nur die unterste Scheidenspitze durchbrach vielleicht den Mantel. Die weichen Eingeweide lagen über den Kammern, und wo es vorhanden, vor dem Schilde. Die Luftkammern machten das Gerüst leicht, und da die Tiere, wie alle Cephalopoden, rückwärts schwammen, so fingen die langen Spitzen zuerst den Stoß auf, der, durch die Luftkammern geschwächt, den Körper dann nicht stark erschütterte"[2]).

IV. O. Jaekel (1902)[3]):

„Man hat meines Wissens bisher, von der Lebensweise der lebenden Tintenfische ausgehend, nur mit der Möglichkeit gerechnet, daß das Rostrum der Belemniten eben als ‚Rostrum', d. h. als Wellenbrecher in der Bewegungsrichtung diente."

„Daß dann aber das Rostrum der Belemniten auf eine energischere Wasserteilung, d. h. auf eine viel stärkere Schwimmleistung deuten würde, als wir sie bei den lebenden Dibranchiaten finden, darüber konnte man dann kaum im Zweifel sein, denn jedes Organ ist bei normaler Entwicklung der Ausdruck seiner Funktionen."

„Ich glaube also annehmen zu müssen, daß das Rostrum der Belemniten dazu diente, den Körper am distalen Ende zu beschweren, und selbst im Boden steckend, ihn in aufrechter Stellung zu erhalten.

---

1) F. A. Quenstedt: Petrefaktenkunde Deutschlands. — Die Cephalopoden, p. 403, Tübingen 1849.

2) F. A. Quenstedt: Handbuch der Petrefaktenkunde, 3. Aufl., p. 594, Tübingen 1885. Vgl. Quenstedts Rekonstruktion des Belemnitentiers; Taf. XLVII, Fig. 6 (Skelett) und Fig. 20 (Tier).

3) O. Jaekel: Thesen über die Organisation und Lebensweise ausgestorbener Cephalopoden. Zeitschrift d. Deutsch. Geol. Ges. 1902, Bd. LIV, p. 85—87.

Wenn wir das annehmen, dann ergibt sich zunächst eine viel leichter verständliche biologische Reihe:

A. Orthoceren: fest aufgewachsen,
B. Belemniten: lose im Boden steckend,
C. jüngere Dibranchiaten: frei sitzend und schwimmend, oder nur schwimmend.

,,Auch morphologische Gründe sprechen für diese Reihe, so der Umstand, daß die jurassischen Dibranchiaten — wie sie uns in großer Zahl, besonders im Solenhofener Schiefer, vorliegen — zum Teil ein so gerades langes und steifes Skelett haben, daß der Körper der betreffenden Tiere nahezu unbiegsam, also wohl auch unbeweglich gewesen sein muß.''

,,Auch das sogenannte Rostrum wird viel verständlicher, wenn es nicht ein Rostrum, sondern ein ‚Paxillus', d. h. ein Pflock, ‚ein kleiner Pfahl zum Einstecken in die Erde' war. Schon sein massiver schwerer Bau ist unvereinbar mit seiner Deutung als Rostrum, denn durch dasselbe wäre der Schwerpunkt des Tieres soweit nach vorn gelegt worden, daß es bei freier Bewegung sehr bald zu Boden gezogen werden mußte. Für einen Wasserteiler ist die normale Belemnitenform auch insofern ganz ungeeignet, als durch kolbenförmige Verdickung und präapikale Einschnürung des Rostrums eine doppelte Wasserstauung eingetreten und dadurch die Leistung, die durch die distale Zuspitzung erzielt worden wäre, durch den nächstfolgenden Teil des Rostrums wieder zunichte geworden wäre.''

,,Wir finden ferner bei den Tintenfischen eine ausgesprochene Bilateralität der Körperform, und eine solche würde sicher auch in dem ‚Rostrum' zum Ausdruck gekommen sein, da dessen Form für die Einhaltung einer Bewegungsrichtung von großer Bedeutung gewesen wäre und auch demgemäß, z. B. bei Fischen, geformt ist. Vergleicht man damit die Querschnitte von Belemniten-‚Rostren', so sieht man, daß eine Bilateralität darin nicht scharf zum Ausdruck kommt. Das sind physiologische Ungereimtheiten, die mir zu beweisen scheinen, daß die Physiologie dieser Organe nicht richtig gedeutet war.''

,,Als ‚Paxillus' wird die Kalkabscheidung, die offenbar schon während der Embryonalentwicklung begann und vielleicht hervorgerufen war durch die Unmöglichkeit, auf weichem Boden eine feste Ansatzfläche zu finden, in jeder Beziehung verständlich. Zunächst erklärt sich dabei von selbst seine Massivität und Be-

schwerung als Anker, ferner seine allmähliche Vergrößerung mit zunehmendem Wachstum des Tieres, seine steife Form, seine distale Zuspitzung, seine unförmliche Sackung über der Spitze vornehmlich bei jüngeren Formen, schließlich auch das vorzugsweise und dann massenhafte Vorkommen der Belemniten in tonigen Schichten, die im Gegensatz zu festem Kalkboden einen weichen permeablen Grund bilden, in welchem den Tieren das Einsenken ihres Paxillus keine Schwierigkeit bereitete. Auch die Rinne, die viele Paxillen zeigen, würde hiernach eine der Blutrinne des Dolches etwa entsprechende Erklärung finden."

„Auch die Reduktion des Paxillus in der weiteren Stammesgeschichte der Dibranchiaten wird leichter verständlich, wenn wir sessile Orthoceren als Ausgangspunkt annehmen; sie liegt dann durchaus auf dem Wege einer Befreiung des Körpers von der ursprünglichen Fixation und bedurfte vielleicht gar keiner äußeren Anlässe, wie z. B. des Mangels eines permeablen Bodens, sondern würde auch vollkommen erklärlich als Folge einer zunehmenden Aktivität des Oberkörpers. Dieser nimmt allmählich seinen unbeweglichen Körpersack mit; ein Blick auf Oktopoden läßt ihn übrigens immer noch als äußerst plump gegenüber dem beweglichen Kopfteil erscheinen. Es ist ferner bekannt, wie groß die Unterschiede der Beweglichkeit und der Bewegungsarten unter den einzelnen Dibranchiaten sind. Und gerade die besten Schwimmer unter ihnen bestätigen durch die außerordentliche Verdünnung, Erleichterung und Reduktion, die das Cephalopodenskelett bei ihnen erfahren hat, daß ein so beschwertes Skelett, wie es die Belemniten besaßen, unmöglich für eine freiere Schwimmbewegung geeignet sein konnte."

V. H. Menzel (1902)[1]:

„Wenn ferner die Belemniten mit ihrem ‚Paxillus' tief in den Schlamm eingebohrt, ihr Leben lang hier festsäßen und schließlich hier abstürben, so würde man bei ihnen auch, wie man es von den Orthoceren verlangte, erwarten müssen, daß sich hin und wieder ein Stück senkrecht zur Schichtung fände. Aber in den zahlreichen Tongruben, in denen ich Belemniten in großer Fülle beobachtet und gesammelt habe, ist mir ebenfalls nie ein senkrecht zur Schichtung stehendes Stück, ja kaum einmal ein nur einigermaßen deut-

1) H. Menzel (in der Diskussion zu den „Thesen" O. Jaekels), O. Jaekel, ibidem, p. 91—92.

lich aufgerichtetes Exemplar zu Gesicht gekommen. Auch das Auftreten der Belemniten in den sogenannten Quenstedtschen Belemnitenschlachtfeldern durch kolonienartiges Zusammenleben, etwa ähnlich den Austernbänken zu erklären, ist nicht ganz angängig. Diese Belemnitenschichten, wie ich sie z. B. an der Basis des Ornatentones bei Hildesheim beobachten konnte, und die nicht allein von Belemniten gebildet werden, sondern in deren Begleitung sich auch, z. B. bei Hildesheim und an anderen Orten, große Mengen von Ammoniten, sowie einige Bivalvenarten finden, sind wahrscheinlich an Fazieserscheinungen, an Sedimente der Tiefsee gebunden. Ihre Ablagerung ging in einer weitab von der Küste gelegenen Stelle vor sich, wohin keine Einschwemmungen von gröberem Material, Sand usw. stattfinden konnten, sondern nur wenig voluminöser, ganz feiner Tonschlamm zu Boden sank. In der hohen darüber stehenden Wassersäule tummelten sich große Mengen von Lebewesen — aber nur Hochseebewohner: Ammoniten, Belemniten, gewisse Pelecypoden usw. — die nach ihrem Ableben ebenfalls zu Boden sanken und bei ihrer verhältnismäßigen Größe an Masse das organische Sediment überwogen und so die Bildung von Schlachtfeldern bewirkten."

„Die Beschwerung durch das Rostrum bei den Belemniten deutet allerdings darauf hin, daß sie im Zustand der Ruhe mit demselben nach unten saßen oder standen. Aber das braucht nicht immer im Schlamm des Meeresbodens gewesen zu sein, obgleich sie den wohl auch öfters aufgesucht haben werden. Sie benutzten den natürlichen Kiel vielmehr, um an der Oberfläche des Wassers oder in jeder natürlichen Lage zu verharren. Dabei kam ihnen noch ihre Kammerung zu Hilfe; durch diese hatten sie die Fähigkeit, sich in vertikaler Richtung im Wasser zu bewegen, also auf- und abzusteigen. Aber notwendig muß sich dazu auch noch eine Fähigkeit der horizontalen Bewegung, also das Schwimmen, gesellt haben. Denn wir finden Belemniten, soweit marine Ablagerungen reichen, durch alle faziellen Unterschiede der Sedimentation mit erstaunlicher Konstanz der Arten hindurchgehen, ein Umstand, der doch eine große Beweglichkeit, also Fähigkeit zum Schwimmen, andeutet. Und selbst, wenn man bei den Belemniten wie bei anderen, später sicher sessilen Tieren, die Fähigkeit des Schwimmens für die ersten Entwicklungsstadien zuläßt, so ist die Tatsache noch unerklärlich, daß wir in einer ganzen Anzahl von Horizonten des Lias, des braunen Jura und der Kreide in lokal ziemlich grobkörnigem,

konglomeratischem Materiale, das sicher in ganz flachem und stark bewegtem Meere abgelagert ist, erwachsene, wohlausgebildete Belemniten vorfinden, die keinesfalls sessil hier gelebt haben können; denn ihre weichen, empfindlichen Organe, die Fangarme usw. wären durch die starke Bewegung des Wassers und die Reibung des groben dabei bewegten Materiales erheblich geschädigt worden. An ein Hineinspülen der Scheiden nach dem Tode des Tieres ist auch nicht zu denken. Denn wenn das Tier einmal auf dem Grunde des Meeres abgestorben und, durch das Rostrum beschwert, eingebettet worden ist, so kann auch keine Welle, selbst wenn sie bis auf den Grund des Meeres, wo das Tier gelebt, dringen könnte, die massige Scheide auswühlen und davon tragen. Das Tier muß also bei Lebzeiten schwimmend in jene Küstenregionen gelangt sein.“

O. Jaekel machte (l. c., p. 92) in der Diskussion diesen Ausführungen gegenüber geltend, daß nach seiner Meinung den Belemniten eine aktive Bewegungsfähigkeit nicht abzusprechen ist, aber die Beschwerung ihres Körpers durch das Rostrum gegen die Annahme einer schwimmenden Lebensweise spricht. Mit Hilfe ihrer Fangarme dürfte eine kriechende Bewegung, ferner ein gelegentliches Zurückschwimmen möglich gewesen sein. Abgestorbene Belemniten dürften umgesunken sein, was das Fehlen von senkrecht stehenden Rostren in belemnitenführenden Gesteinen erklären würde. Gelegentlich konnten die Tiere auch nach einem für sie ungünstigen Boden verschleppt werden und dort weiter leben.

VI. M. Blanckenhorn (1902)[1]:

„Die Annahme einer horizontalen Lage des Belemnitenkörpers bei deren Bewegung erscheint allerdings aus mechanischen Gründen absurd und wird auch wohl von Niemandem ernstlich aufrecht erhalten werden, nicht so die einer senkrechten Lage des freischwebenden, langsam auf- und niedertauchenden Tieres. So bewegen sich auch die Pteropoden Styliola und Balantium mit ihren spitzkonischen oder schwertförmigen Gehäusen, die Spitze nach unten gerichtet, mit Hilfe von Bewegungsorganen, die am oberen Ende herausragen, und ohne Seiten- oder Schwanzflossen.“

„War das Rostrum wie ein Anker im Schlamme eingesenkt, so wurde sein Wachstum an der Außenseite behindert. Es konnte

1) M. Blanckenhorn (in der Diskussion zu den „Thesen“ O. Jaekels). O. Jaekel, l. c., p. 100—101.

kaum mehr regelmäßig durch überall gleichmäßige, konzentrische Anlagerung sich verdicken, wie solche von einer Mantelhülle leicht, von einer bloßen Epidermis aber nur ungenügend geleistet werden konnte. Die deutlichen Gefäßeindrücke und regelmäßige Körnelung bei Belemnitellen, die gleichmäßig bis zur Spitze reichen, weisen auf das Vorhandensein einer starken Schicht von Weichteilen, eines Mantels auf der Außenseite hin, nicht einer bloßen Epidermis. Beim Verankern des Tieres im Schlamm hätte dieser Mantel verkümmern müssen."

VII. A. Andreae (1902):

A. Andreae machte O. Jaekel bei einer nach der Diskussion in der Deutschen Geologischen Gesellschaft stattgefundenen Besprechung[1]) darauf aufmerksam, „daß die Belemniten doch wohl nach Analogie anderer Cephalopoden und nach fossilen Funden lebhafte und kräftige Raubtiere mit ausgebildetem Raubapparat, wie Schnabel und Fangarme mit Saugnäpfen oder Haken, gewesen sind. Eine sessile, oder in der Bewegungsfähigkeit auch nur stark beschränkte Lebensweise hätte kaum genügende Nahrung geliefert, anderseits hätte sie, wenn sie bestand, bald eine ganz andere Ausrüstung des Körpers für den Nahrungserwerb und ein anderes Naturell entstehen lassen".

VIII. O. Jaekel (1902)[2]):

Im Schlußworte der Diskussion, welche zu keiner Einigung über die Frage nach der Lebensweise der Belemniten geführt hatte, faßte O. Jaekel die Hauptgründe seiner Ansicht von der sessilen Lebensweise der Belemniten und die Argumente gegen die Anschauung von der nektonisch-pelagischen Lebensweise dieser Tiere folgendermaßen zusammen:

„Die Schwere der Rostralbildung der Belemniten scheint mir demnach unvereinbar mit einer nennenswerten Schwimmbewegung ihrer Träger. Daß das Rostrum bei den jüngsten Belemniten (Belemnitella) in den Mantel eingebettet war und dadurch ähnliche Verhältnisse wie bei den Sepien eintraten, ist wohl unleugbar, aber bei den älteren Belemniten sind eben die Spuren solcher Einbettung des Rostrums nicht beobachtet. Ein absolut appositionelles Wachstum gibt es wohl in organischen Geweben überhaupt nicht. Es findet immer eine gewisse Durchdringung auch der festesten

1) O. Jaekel: l. c., Fußnote auf p. *91*.

2) Ibidem, p. *101*.

Hartgebilde mit organischen Nähr- und Bausubstanzen von innen aus statt. Das war sicher auch bei dem Belemnitenrostrum der Fall."

Auch in einer späteren Mitteilung hielt O. Jaekel[1]) an seiner Ansicht von der sessilen Lebensweise der Belemniten fest.

IX. J. Walther (1908)[2]):

J. Walther hält die Belemniten für nektonische Bewohner des Pelagials, wie aus folgender Bemerkung hervorgeht:

„Die fingerförmigen, meist braun gefärbten, radialfaserigen ‚Donnerkeile' bildeten das Hinterende eines freischwimmenden Tintenfisches, dessen Schwärme die Hochsee belebten."

X. E. von Stromer (1909)[3]):

E. von Stromer sagt über das Rostrum:

„Die Bedeutung des trotzdem immer schweren, massiven Organs, dessen Gewicht allerdings so ziemlich durch die Luftkammern des Phragmokons getragen werden konnte, ist nicht sicher gestellt; man vermutet meistens, daß es den rückwärts schwimmenden Tieren als Rostrum, d. h. als Wellenbrecher, und zugleich als Schutz des zarten Phragmokons diente."

---

1) O. Jaekel: Neue Beobachtungen an Orthoceren. Juni-Protokoll der Deutschen Geol. Ges., Jahrg. 1903, p. 69.

2) J. Walther, Geschichte der Erde und des Lebens, p. 391. Leipzig 1908. Diese Auffassung Walthers scheint in Widerspruch mit seiner vier Jahre früher geäußerten Ansicht zu stehen, daß sich bei Belemniten aus den Solnhofener Schiefern eine Symbiose mit Austern nachweisen läßt (J. Walther, Die Fauna der Solnhofener Plattenkalke, bionomisch betrachtet. Festschrift für E. Haeckel, 1904, p. 171 und 196). Walther sagt an der ersten Stelle über Belemnites semisulcatus folgendes: „Vereinzelt oder in Gruppen, häufig. Bisweilen mit Austern bewachsen. Man sieht, wie das Wachstum beider Tiere gleichen Schritt hielt und die Austern in demselben Maß sich vergrößerten, wie das Rostrum, es handelt sich also um eine Symbiose beider Formen."

Ich will hier nur kurz bemerken, daß kein Grund für die Annahme vorliegt, daß das Rostrum des lebenden Belemnitentieres mit Austern bewachsen war; das war bei den Belemniten der Solnhofener Schiefer wohl ebensowenig der Fall als bei den sehr häufig mit Austern und Röhrenwürmern besetzten oder von Bohrgängen durchlöcherten Rostren aus dem Jura Schwabens, wofür zahlreiche Belegexemplare im Wiener Hofmuseum aufbewahrt werden. Aber selbst für den ganz unwahrscheinlichen Fall einer solchen Anheftung von Austern an das Rostrum des lebenden Belemniten könnte kaum von einer „Symbiose" die Rede sein. — Die Besiedlung mit Austern, Röhrenwürmern usw. fand jedenfalls erst nach dem Tode des Tieres statt, nachdem die das Rostrum umhüllende Hautschicht zerstört war.

3) E. v. Stromer: Lehrbuch der Paläozoologie. I. Teil: Wirbellose Tiere, p. 253, Leipzig und Berlin 1909.

XI. E. Fraas (1910)[1]:

E. Fraas äußert sich über die Bewegungsart der Belemniten folgendermaßen:

„Ob die Belemnitentiere frei herumschwammen oder mittels der Belemniten im Meeresschlamme aufrecht steckten, ist noch eine offene Frage; anzunehmen ist jedenfalls, daß die Haltung des Tieres eine senkrechte war, da der schwere Keil das Tier stets in diese Stellung brachte."

XII. J. F. Pompeckj (1912)[2]:

J. F. Pompeckj faßt die Ergebnisse der bisherigen Anschauungen über die Lebensweise der Belemniten im folgenden zusammen:

„Meist werden die Belemnoideen, deren Rostra ganz ungemein häufig in marinen Tonen (Quenstedts „Belemnitenschlachtfeldern"), dann auch in Mergeln und Kalken gefunden werden, als pelagische Schwimmer aufgefaßt."

„Jaekel meinte dagegen, sie hätten mit ihren Rostren in den schlammigen Meeresgrund verankert, also sessil gelebt. Das ist bei der ausgesprochenen Bilateralsymmetrie der Tiere nicht wahrscheinlich."

„Sie werden in der Hauptsache wohl Schwimmtiere gewesen sein; das Rostrum mag ihnen gewissermaßen als Wasserteiler gedient haben. Manche mögen sich vorzugsweise kriechend bewegt haben; dafür sprechen Kriechspuren von Acanthoteuthis im lithographischen Schiefer[3]) und die ganz gleichmäßig abgewetzten Rostra einer neuen Belemnitenart aus der Unterkreide der Arktis; bei letzteren muß das Ende des Rostrums wie der Dorn bei alten Sepien aus dem Mantel hervorgeragt haben."

---

1) E. Fraas: Führer durch die Kgl. Naturaliensammlung zu Stuttgart.. I. Die geognostische Sammlung Württembergs, 3. Aufl., p. 48, Stuttgart 1910.

2) J. F. Pompeckj: Cephalopoda. Paläontologie. Im Handwörterbuch d. Naturw., Bd. II, p. 296 c, Jena (G. Fischer) 1912.

3) Diese Kriechspur ist zuerst von O. Jaekel (Zeitschr. d. Deutsch. Geol. Ges. 1899, p. 36) und später von J. Walther (Die Fauna der Solnhofener Plattenkalke (Festschrift zum 70. Geburtstage von E. Haeckel, Jena (G. Fischer) 1904, p. 201, Fig. 17) abgebildet und beschrieben worden. — Diese Fährte kann nichts für oder gegen die Gewohnheit des Kriechens von „Acanthoteuthis", auf welche sie bezogen wurde, beweisen; wenn das Tier lebend an den Strand geworfen wurde, so machte es eben Versuche, zu entrinnen. Bei solchen Fährten darf man nicht an normale Lebensäußerungen denken, wie z. B. bei der Fährte von Compsognathus, die in den zu den lithographischen Schiefern erhärteten Lagunenschlamm von Eichstätt und Solnhofen eingedrückt wurde.

XIII. W. Deecke (1913)[1]:

„Wir dürfen sicher behaupten, daß die Belemniten ziemlich leicht schwimmende Tiere gewesen sind, freilich nicht in der Vollendung beweglich, wie die heutigen Sepien- und Loligo-Formen, die ja stark verkürzt sind und vor allen Dingen flächenförmig nach der Seite hin verbreitert erscheinen, so daß sie durch ihre Körperform allein schon auf das Wasser drücken und dadurch im Schweben gehalten werden. Damit steht die Verbreiterung des Schulpes in genetischem Zusammenhang, und es wird das Schweben durch die seitlichen Flossen noch befördert, da diese etwa den Seitensteuern unserer Luftschiffe vergleichbar sind. Ich habe immer die Vorstellung gehabt, als wenn das Rostrum, das ja von vornherein kompakt und schwer war, weil es nie platt gedrückt ist, eine Art Gegengewicht für den Kopf und dessen Anhängsel sein sollte, eine Art Balanzierstange oder Steuer, gewissermaßen vergleichbar dem langen Ruder, das man an alten Kähnen hinten anbrachte und bei vollendeten Schiffen durch geeignete andere Vorrichtungen, z. B. Doppelschrauben, ersetzen kann. Die Reduktion dieses Rostrums mit der Entwicklung des Proostrakums, also seines vorderen Teiles, würde dann verhältnismäßig leicht verständlich werden. Der Belemnitenkörper wäre demnach im allgemeinen rundlich gewesen, im Gegensatz zu den verbreiterten heutigen Tintenfischen.“

„Die Bewegung der belemnitenartigen Tiere im Wasser ist mir stets ein Problem gewesen. Wir haben es mit einem kegelförmigen nach hinten zugespitzten Körper zu tun, der vorne in dem Trichter oder den Armen seinen Antrieb besitzt. Ein derartig runder Körper kann eigentlich ohne bestimmte Steuerung gar nicht im Gleichgewicht bleiben und vor allem keine regelmäßigen Schwimmbewegungen ausführen, weil er bei dem geringsten seitlichen Anstoß in eine rotatorische oder drehende Bewegung geraten würde. Deshalb müßten entweder irgendwelche paarigen seitlichen oder unpaarigen medialen Steuerungsvorrichtungen vorhanden gewesen sein. Mir ist ungemein wahrscheinlich, daß bei den Belemniten an dem Rostrum eine vertikal gestellte, nicht zu große, mediane Flosse stand. Eine derartige Lamelle würde eine drehende Bewegung sofort verhindern und würde, wenn sie selber in Bewegung befindlich sein könnte, also vielleicht schlangenförmige Wellenbewegungen aus-

1) W. Deecke: Paläontologische Betrachtungen. I. Über Cephalopoden. XXXV. Beilageband zum Neuen Jahrb. f. Mineral. usw., 1913, p. 260—262.

zuführen vermochte, das Schwimmen ganz erheblich unterstützen. Es ist nun auffallend, daß ein sehr großer Teil der Belemniten auf der Bauchseite eine lange und häufig sehr scharf ausgeprägte Furche besitzt. Diese Furche ist gar nicht recht zu erklären. Eine einfache Hautduplikatur anzunehmen ohne irgendeine besondere Funktion, hat eigentlich keinen Sinn. Die Ernährung des Rostrums hat nicht von der Furche aus, sondern, wie die Belemnitella mucronata zeigt, von der Seite, von den oben von mir als Verwachsungslinien bezeichneten Stellen her stattgefunden. In der Furche könnten aber sehr gut Gefäße und Muskelmassen gesessen haben, die eine derartige unpaare Flosse regierten. Dann ließe sich auch leicht die keulenförmige Gestalt mancher Belemnitenscheiden verstehen. Das schwere Ende hängt etwas nach hinten, und dadurch tritt gerade die vertikale Flosse in eine erhöhte funktionelle Bedeutung. Es würden die ältesten Belemniten ein solches Organ nur in geringem Maße besessen haben; sie sind vielleicht nicht so elegante Schwimmer gewesen wie die etwas jüngeren, also wie die Canaliculaten und Hastaten der oberen Juraformation und der unteren Kreide. Von Aulacoceras sagt die Zittelsche Diagnose, daß von der Spitze eine breite, nicht deutlich abgegrenzte Furche nach dem Alveolarteile verläuft. Die ganze Gestalt eines Belemnites hastatus deutet keineswegs auf eine sitzende Lebensweise hin. Er ist so schlank wie ein Torpedo, der das Wasser durchschneiden soll, und deshalb müssen diese jüngeren Belemniten jedenfalls gute Schwimmer gewesen sein. Gelegentlich übernimmt das Rostrum selbst diese Steuerfunktion oder wird durch diese Bewegung zu einer medianen Verbreiterung veranlaßt. Ich erinnere wieder an Belemnites dilatatus, der von oben nach unten verlängert, also seitlich zusammengedrückt ist, der also gewissermaßen die vermutete Flosse in der Form des Rostrums uns zur Anschauung bringt. Bei manchen Arten, die mit dem Namen Dicoelites bezeichnet sind, existiert eine Furche auf der Unter- und auf der Oberseite. Es hindert nichts, diesen Flossensaum auch auf die Oberseite median verlängert zu denken, wie ja der Schwanz des Fisches ursprünglich auch einen solchen, den Körper unten und oben umziehenden unpaarigen Saum darstellte. Es genügt aber zum Steuern schon der untere Teil, wie bei den Heterocerken, und das mag vielleicht der Grund sein, daß wir die zweite Furche nur bei so wenigen Arten deutlich ausgebildet antreffen; denn Dicoelites gehört, wenigstens in Europa, zu den Seltenheiten. Aber bei Belemnoteuthis haben wir nur dorsal zwei Leisten, also

das Umgekehrte wie bei den Hastaten. Jene besaßen vielleicht nur dorsal eine kurze Flosse, die ebenfalls genügt."

„Ein solcher Flossensaum darf nicht über die Spitze hinübergehen, würde dort sogar direkt hindernd wirken; denn die Spitze soll torpedo- oder pfeilartig das Wasser durchschneiden. Aus diesem Grunde ist wohl auch in der Mehrzahl der Fälle die Bauchfurche inklusive Flosse nicht bis zur Spitze fortgegangen, sondern hat vor ihr, sich verflachend respektive verkleinernd, aufgehört. Der Unterschied von dem medianen primitiven Flossensaume der Fische erklärt sich dadurch, daß bei diesen letzten Tieren der Schwanz auch Antriebsorgan ist, das schraubenförmig zusammengelegt, den Körper vorschnellt. Bei den Belemniten lag das Zentrum der Bewegung vorn im Trichter und deshalb konnte das Rostrum nur steuern, was bei den Fischen die Seitenflossen übernommen haben. Sobald die Tintenfische sich verbreiterten, also aus dem Belemnitenstadium in das der Sepien übergingen, ist der ganze Anhang hinten überflüssig. Der breite Körper wird vom Wasser getragen, und nun gehört zu seiner Regulierung, weil es eben ein breiter Körper ist, nicht eine vertikale Flosse, sondern zwei an den Seiten stehende paarige, wie wir das ja bei den guten Schwimmern der hohen See (Loligo) antreffen. Daher kommt die Reduktion des Rostrums, die sich schon im Jura bei Belemnoideen vorbereitet und, wenn die restaurierte Abbildung in Zittels Handbuch von Belemnoteuthis antiqua richtig ist, den beginnenden seitlichen Flossensaum zeigt."

XIV. Julius von Pia (1914)[1]:

„Wir finden ja auch, daß manche Orthoceren den zu großen Auftrieb ihrer Schale durch Einlagerung von Kalkmasse kompensieren, obwohl eine Verkleinerung der gekammerten Region anscheinend doch der praktischere Weg wäre. Ein großartiges Beispiel für einen solchen Umweg scheinen mir die Dibranchiaten zu liefern. Ich kann nämlich nicht glauben, daß die Belemniten schwimmende Tiere waren, weil es mir ausgeschlossen scheint, daß das kleine Phragmokon mit seinen engen Kammern imstande war, das schwere Rostrum im Wasser zu tragen. Ich sehe vielmehr in der Ausbildung des letzteren ein Mittel, um bei Annahme der kriechenden Lebensweise den lästigen Auftrieb der Schale zu vernichten. . . . . .

1) Julius v. Pia: Untersuchungen über die Gattung Oxynoticeras und einige damit zusammenhängende allgemeine Fragen. Abhandlungen der k. k. Geol. Reichsanstalt in Wien, Bd. XXIII, 1. Heft, p. 148, Wien 1914.

Erst später kam es dann zu einer Rückbildung der ganzen Schale samt dem Rostrum. Übrigens scheint es mir, daß gerade der Frage, ob die Belemniten schwimmen konnten, auf mechanischem Wege wohl beizukommen wäre."

Daß die verschiedenen Lösungsversuche der Frage nach der Lebensweise der Belemniten bisher noch zu keiner befriedigenden und allgemein anerkannten Lösung geführt haben, sondern sich zum Teile schroff gegenüberstehen, scheint nicht darin zu liegen, daß eine sichere Beantwortung der Frage unmöglich ist, sondern darin, daß bei der Behandlung derselben die vergleichend-analytische Methode der paläobiologischen Forschung bisher nicht zur Anwendung gelangt und die Lebensweise der lebenden Cephalopoden nicht genügend studiert worden ist.

In einem früheren Abschnitte haben wir die Beziehungen festzustellen versucht, welche zwischen dem Körperbau und der Lebensweise bei den lebenden Dibranchiaten bestehen. Wir wollen uns nunmehr der Frage zuwenden, ob sich aus den Körperformen der fossilen Dibranchiaten, besonders der Belemniten, Schlüsse auf ihre Lebensweise ziehen lassen.

II. Die Morphologie der Rostralbildungen bei den verschiedenen Dibranchiatenstämmen.

I. Die bisherigen Ansichten über die Homologie der Rostralbildungen bei den verschiedenen Dibranchiatenstämmen.

Die kalkigen Fortsätze am Hinterende des Innenskeletts verschiedener Familien der Dibranchiaten, welche in ihrer Form zwischen einem niedrigen Kegel mit breiter Basis und einem außerordentlich langen und schlanken spindelförmigen Körper schwanken, sind bisher merkwürdigerweise allgemein als homologe Bildungen angesehen worden.

So ist nicht nur das Rostrum der Belemniten innerhalb dieser Gruppe für eine in morphologischer Hinsicht identische Bildung betrachtet worden, sondern es wurde auch der am Hinterende des Schulpes von Sepia vorhandene „Dorn" mit dem Belemnitenrostrum homologisiert; ebenso wurde auch der kegelförmige Fortsatz am Hinterende des Innenskeletts von Spirulirostra als ein Homologon des Belemnitenrostrums angesehen. Mit dieser Auffassung steht im Zusammenhang, daß das „Rostrum" von Spirulirostra und das

„Rostrum" von Belosepia und Sepia als „Rudimente" des Belemnitenrostrums betrachtet wurden und daß sogar Bildungen, welche nicht einmal in der allgemeinen Form mit den Belemnitenrostren einige Ähnlichkeit aufweisen, wie die lateralen Flügel von Spirulirostrina, als „Rudimente" ebensolcher gelten konnten.

Mit der Auffassung aller dieser Bildungen als Rudimente der Belemnitenrostren stehen auch die verschiedenen Theorien in Zusammenhang, welche die Belemniten als die Stammgruppe der jüngeren Dibranchiaten betrachten.

Es wird unsere Aufgabe sein, im folgenden die Frage zu prüfen, ob die verschiedenen „Rostren" der Dibranchiaten wirklich homologe, oder vielleicht nur analoge Bildungen darstellen. Aus der Beantwortung dieser Frage wird sich vielleicht ein Schluß auf die phylogenetische Stellung der Belemniten unter den Dibranchiaten ziehen lassen.

In der Systematik der Belemniten hat bisher das Vorhandensein oder das Fehlen von Dorsolateralfurchen, Ventralfurchen und Dorsalfurchen die größte Rolle gespielt. Dieser Gesichtspunkt hat bei den verschiedenen Versuchen einer systematischen Unterscheidung der einzelnen Gruppen stets den Vorrang behauptet, wenn auch wiederholt der Versuch unternommen worden ist, andere Merkmale morphologischer und selbst stratigraphischer Natur damit in Einklang zu bringen. Bei allen bisherigen Versuchen einer systematischen Gruppierung der Belemniten scheint mir jedoch der morphologische und phylogenetische Standpunkt stark vernachlässigt worden zu sein.

Auch der überaus verschiedene Verlauf der ontogenetischen Entwicklung der Belemniten ist bisher kaum beachtet oder doch zum mindesten nicht als Grundlage einer Trennung der einzelnen Belemnitengruppen verwendet worden. F. A. Quenstedt hat zwar schon im Jahre 1849 wichtige Beobachtungen über die Form der Embryonalrostren mitgeteilt, aber diese Studien sind nicht weiter verfolgt worden; erst E. Stolley hat 1911 in seiner Monographie der Belemniten aus der norddeutschen Unterkreide der ontogenetischen Entwicklung dieser Gattungen eingehendere Untersuchungen gewidmet.

Die Geschichte der systematischen Beurteilung einer der interessantesten Belemnitengruppen, der des Belemnites acuarius aus dem Lias und des Belemnites giganteus aus dem Dogger, zeigt recht deutlich die Folgen einer Überschätzung unwesentlicher Ober-

flächenmerkmale und der Vernachlässigung wichtiger struktureller und ontogenetischer Eigentümlichkeiten.

Nur aus dieser einseitigen Betrachtungsweise wird es verständlich, warum bisher nicht erkannt worden ist, daß die Belemniten auf zwei total verschiedene Ausgangsformen zurückgehen, welche sich durch ihre Embryonalrostren sehr bestimmt voneinander unterscheiden.

II. Die Gruppierung der Belemniten nach dem verschiedenen Bau des Embryonalrostrums.

Wenn wir die Belemniten nur nach der allgemeinen Form zu gruppieren versuchen, welche das Rostrum darbietet, ohne auf den Bau der ältesten ,,Anwachsschichten" Rücksicht zu nehmen, so begeben wir uns von vornherein jeder Möglichkeit, die Systematik der Belemniten auf eine morphologische Grundlage zu stellen.

Sobald wir jedoch daran gehen, die verschiedenen Wege zu verfolgen, auf denen das Belemnitenrostrum entsteht, finden wir zwischen den einzelnen Belemnitentypen weitgehende Unterschiede.

Wir wollen zunächst einige extreme Fälle herausgreifen und nebeneinanderstellen, um die Gegensätze schärfer erfassen zu können.

F. A. Quenstedt hat (1849) mehrere Längsschnitte durch Belemnitenrostren aus dem weißen Jura abgebildet und als Belemnites hastatus beschrieben, bei denen die ersten Ansätze eines Rostrums oder das ,,Embryonalrostrum" sehr gut zu beobachten sind. Auf Taf. XXIX, Fig. 29 der Quenstedtschen ,,Cephalopoden" ist der Längsschnitt durch ein Exemplar aus dem Weißen Jura Gamma abgebildet, der folgende merkwürdige Erscheinung zeigt.

Die ,,Alveole" oder der Phragmokon beginnt wie bei allen Belemniten mit einer kugelförmigen Blase. An das Hinterende dieser Blase schließt sich nun bei diesem Exemplar eine kleine, spitze Spindel an, die Quenstedt als einen ,,kleinen Belemniten" bezeichnet, welcher ,,mit der Kugel zusammen den Embryo bildete".

Dieser ,,kleine Belemnit" ist von E. Stolley[1]) auch bei unterkretazischen Belemniten nachgewiesen worden (z. B. bei Acroteuthis).

1) E. Stolley: Studien an den Belemniten der unteren Kreide Norddeutschlands. IV. Jahresbericht des Niedersächsischen geologischen Vereins zu Hannover (Geologische Abteilung der Naturhistorischen Gesellschaft zu Hannover), p. 185, Hannover 1911.

E. Stolley hat dieses feine, fadenförmige Gebilde, welches „in der Apikallinie des Rostrums liegt und dieselbe augenscheinlich bedingt", den „Embryonalfaden" genannt. Bei Acroteuthis läßt er Andeutungen einer Kammerung oder mindestens von Einschnürungen nach Sipho-Art erkennen, ist von wechselnder Länge und läuft nach hinten spitz aus. Obwohl Quenstedt diese Kammerung nicht erwähnt, so ist doch anzunehmen, daß auch bei dem Belemniten aus dem Weißen Jura Gamma die gleiche Struktur vorlag, aber vielleicht infolge des Erhaltungszustandes nicht sichtbar war.

A B C

Fig. 47. Typische Beispiele von Clavirostriden-Rostren. *A:* Umrißlinie eines dorsoventral durchgespaltenen Rostrums von Acroteuthis (geol. Verbreitung: oberster borealer Jura bis zur oberen Grenze des Mittelneokoms = Hautérivien). *B:* Umrißlinie eines ebenso durchspaltenen Rostrums von Oxyteuthis resp. Aulacoteuthis (unteres Oberneokom). *C:* Umrißlinie eines ebenso durchspaltenen Rostrums von Hibolites (Neokom). *d* = Dorsalseite, *v* = Ventralseite des Rostrums. Das Embryonalrostrum ist in schwarzer Farbe gehalten, der Phragmokon gekammert. Das Embryonalrostrum umfaßt mit einer schüsselförmigen Erweiterung die Embryonalblase des Phragmokons. — (Nach E. Stolley, 4. Jahresbericht der Niedersächs. Geol. Vereins zu Hannover, 1911, p. 191, Taf. IX.)

An diesen „Embryonalfaden" schließt sich, ihn umfassend, das „Embryonalrostrum" an, das mit einer sehr zarten schüsselförmigen vorderen Erweiterung das Hinterende der kugeligen Embryonalblase umfaßt, aber den eigentlichen Phragmokon nicht umhüllt. Bei dem von Quenstedt als Belemnites hastatus beschriebenen Exemplar schwillt das Embryonalrostrum nach hinten zu einer immer dicker werdenden, ziemlich langen Keule an, die mit einer scharfen Spitze endet.

Um dieses keulenförmige, lange und sich nach vorne stark verjüngende Embryonalrostrum schließen sich die jüngeren Anwachsschichten an, welche nunmehr auch den Phragmokon umhüllen und immer weiter um denselben hinaufgreifen, je älter das Tier wird. Die obersten Schichten sind jedoch viel kalkärmer als die unteren und unterscheiden sich schon makroskopisch in auffallender Weise von den kompakten, aus radialstrahligen Kalkfasern aufgebauten hinteren Teilen der Keule.

Diesem Gegensatz in der Struktur der einzelnen Abschnitte des Rostrums von Belemnites hastatus, Belemnites semisulcatus usw. ist es zuzuschreiben, daß wir so häufig von diesen Formen nur die isolierten Rostren kennen, während die dazu gehörigen Phragmokone bei der Fossilisation verloren gegangen sind.

Die ersten Belemniten, deren Rostrum nach dem Typus von Belemnites hastatus gebaut sind, finden sich nicht im Dogger, wie gewöhnlich angenommen wird, sondern schon im mittleren Lias; zweifellos gehört Belemnites clavatus, der bis zum unteren Dogger lebte, dieser Gruppe an (Fig. 48).

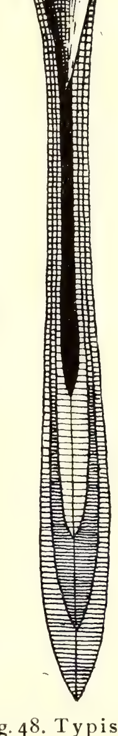


Fig. 48. Typisches Beispiel eines Clavirostriden-Rostrums: Längsschnitt durch das Rostrum von Belemnites clavatus, Schlotheim, 1820 (Lias). (Nach J. Phillips, l. c., Pl. III, Fig. 7, S.; abgeändert.) — Die hier durch verschiedene Schraffierung zusammengefaßten Schichten bestehen aus einer größeren Anzahl aufeinander folgender Anwachsschichten, die ich des leichteren Vergleichs wegen in Gruppen zusammengefaßt habe.

Die verschiedenen Formen von keulenförmigen Embryonalrostren, welche sich z. B. im weißen Jura Alpha bei Reichenbach finden und von F. A. Quenstedt als „Brut von Belemnites hastatus" beschrieben worden sind, dürften wohl zu verschiedenen Arten gehören, da die Formunterschiede (es liegen sehr lange, schlanke und sehr kurze plumpe Keulen vor) ziemlich bedeutend sind.

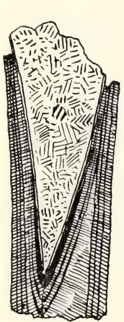
Dieser Typus eines schlanken oder plumpen, jedenfalls aber keulenförmigen Embryonalrostrums, das nur die blasige Embryonalkammer, aber niemals auch die vorderen Teile des Phragmokons umfaßt, ist auch noch bei den Kreidebelemniten erhalten und bei diesen von E. Stolley erst vor einigen Jahren genauer untersucht worden.

E. Stolley hat gezeigt, daß die unterkretazischen Gruppen der Gattungen Acroteuthis (vom obersten borealen Jura bis zur oberen Grenze des Mittelneokoms), Oxyteuthis (vom obersten Mittelneokom bis über die obere Grenze des Oberneokoms), Hibolites (Neokom) und Neohibolites (Aptien und Albien) dieselben langgestreckt keulenförmigen Embryonalrostren wie die jurassischen „Hastati" besitzen (Fig. 47).

Es ist also — und dies ist zur Beurteilung der vorliegenden Frage sehr wichtig — vom Lias bis zum Gault keine wesentliche Veränderung der Embryonalrostren bei diesem Stamme der Belemniten zu beobachten.

Wenden wir uns nun der Betrachtung einer anderen Gruppe von Belemniten zu und greifen wir aus dieser die Riesenform unter ihnen, Belemnites giganteus heraus, so sehen wir, daß das Embryonalrostrum hier ganz anders gebaut ist (Fig. 49).

Ein von Quenstedt abgebildeter Längsschnitt durch ein Exemplar[1]) aus dem braunen Jura (Delta) zeigt sehr deutlich, daß das Embryonalrostrum aus einem spitzen, dütenförmigen Hohlkegel besteht, der den untersten Abschnitt des Phragmokons umhüllt. Beim weiteren



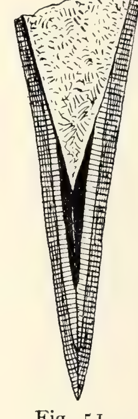


Fig. 49. Fig. 50. Fig. 51.

Fig. 49. Typisches Beispiel eines Conirostriden-Rostrums: Längsschnitt durch den oberen Teil des Rostrums von Belemnites giganteus Schloth. (Mucroteuthis n. g.) aus dem Braunen Jura δ von Öschingen (Württemberg). ($^1/_2$ n. Gr.) — Der Phragmokon ist nicht durchschnitten, sondern noch von der Konothek umhüllt, von der nur das kleine Stück (oben links in der Figur) fehlt. Auch hier sind wie in Fig. 48 mehrere Anwachsschichten in Gruppen zusammengefaßt. Die Figur ist etwas schematisiert. — Nach F. A. Quenstedt, „Jura", Taf. LVI, Fig. 1, p. 408.)

Fig. 50. Typisches Beispiel eines Conirostriden-Rostrums: Längsschnitt durch den oberen Teil des Rostrums von Belemnites compressus Voltz. — Aus dem Braunen Jura α von Boll (Württemberg). — Nach F. A. Quenstedt, Cephalopoden, l. c., 1849, Taf. XXVII, Fig. 18.)

Fig. 51. Beispiel eines Conirostriden-Rostrums: Belemnites acutus, Miller, 1826. (Unterer Lias.) — Nach Phillips, l. c., p. 33, Taf. I, Fig. 1, S.)

Wachstum[2]) legen sich immer neue Düten um die erste herum, ohne daß das Längenwachstum des Rostrums erheblich beeinflußt

1) F. A. Quenstedt: Petrefaktenkunde Deutschlands. Die Cephalopoden. Tübingen 1849, Taf. XXVII, Fig. 30, p. 428.

2) Ibidem, Taf. XXVIII, Fig. 7.

wird; immerhin streckt sich das Rostrum allmählich in die Länge, doch geben die ersten (ca. 30) Anwachsschichten immer noch das Bild übereinandergesteckter, spitzkegelförmiger Düten.

Genau das gleiche zeigt auch der Längsschnitt, den Quenstedt auf Taf. XXVII, Fig. 18 abbildet und unter dem Namen Belemnites compressus Voltz (non Blainville, non Stahl) beschreibt[1]) (Fig. 50). Ebenso ist auch das Embryonalrostrum des von Quenstedt als Belemnites acutus abgebildeten Belemniten[2]) eine scharfspitzige Kalkdüte, die über den unteren Teil des Phragmokons gestülpt ist, wie auch die hier wiedergegebene Figur nach J. Phillips zeigt (Fig. 51).

Daß der zuletzt besprochene Typus des Embryonalrostrums von dem vorher besprochenen fundamental verschieden ist, bedarf wohl keiner weiteren Auseinandersetzung.

Gehen wir zur Untersuchung der dritten Type von Embryonalrostren über, so sehen wir z. B. bei der durch Belemnites paxillosus vertretenen Gruppe, daß die ersten Entwicklungsstadien des Rostrums von dem durch Belemnites giganteus vertretenen Typus zwar verschieden, daß aber diese Unterschiede nur gradueller Natur sind, ebenso wie dies auch bei Belemnites Zieteni Werner aus dem Mittellias der Fall ist (Fig. 53).

Ein von Quenstedt abgebildeter Längsschnitt durch ein Exemplar von Belemnites paxillosus aus den festen Posidonienschiefern des Lias Epsilon, den ich hier (Fig. 52) schematisiert wiedergebe, läßt deutlich erkennen, daß sich um den unteren Teil des Phragmokons ein sehr massives Embryonalrostrum legt, dessen Länge ungefähr doppelt so groß ist als der vom Rostrum umschlossene Teil des Phragmokons. Dieses Embryonalrostrum ist in der beigefügten Skizze mit tiefschwarzer Farbe angelegt. Um dieses Anfangsrostrum lagern sich sehr zahlreiche Anwachsschichten an, von

---

1) Ibidem, p. 422: „Das wichtigste bis jetzt noch nicht gehörig ans Licht gezogene Merkmal bildet die Jugendform Fig. 13—17 (brevirostris d'Orbigny); diese ist nicht cylindrisch, sondern öffnet sich plötzlich mit einem Winkel von 25—30°, bei vielen kann man noch im Alter den gleichen Bau sehen, andere werden jedoch bald paxillosenartig, und können dann nur durch den Anschliff unterschieden werden. Ich weiß es wohl, schon dem Lias sind solche Formen nicht absolut fremd, allein im Braunen Jura wird es ein typischer Bau, den wir bis zu den Jugendexemplaren des Bel. giganteus hinauf verfolgen können."

2) Im Texte (l. c., p. 422, vgl. vorstehende Fußnote) als Jugendformen von Bel. compressus Voltz beschrieben.

denen ich einige größere Abschnitte zusammengefaßt und mit derselben Schraffur dargestellt habe.

Dieser Typus läßt sich unschwer auf den Typus zurückführen, der durch Belemnites compressus oder Belemnites giganteus gekennzeichnet wird. Der Unterschied liegt nur darin, daß schon das älteste Stadium durch ein beträchtlicheres Längenwachstum charakterisiert ist.

Wenn wir nunmehr Belemnites paxillosus mit Acroteuthis oder Oxyteuthis vergleichen, so sehen wir, daß in den Umrissen der erwachsenen Rostren eigentlich keine durchgreifenden

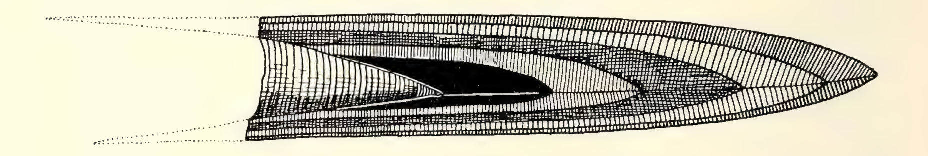


Fig. 52. Längsschnitt durch das Rostrum von Belemnites paxillosus, Schlotheim. — Geologisches Alter: Posidonienschiefer des Lias ε, Württemberg. — In der hier nach F. A. Quenstedt kopierten und etwas abgeänderten Figur sind jeweils mehrere Anwachsschichten zu einer Gruppe zusammengefaßt. In Wirklichkeit sind die Anwachsschichten papierdünn. — (Nach F. A. Quenstedt: Cephalopoden, l. c., 1849, Taf. XXIV, Fig. 8.)

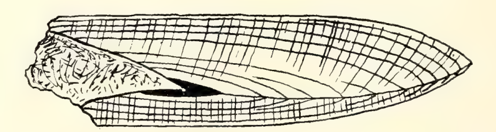


Fig. 53. Längsschnitt durch das Rostrum von Belemnites Zieteni, Werner, 1913 (= B. breviformis Voltz, „var. γ“ Phillips). — Fundort: Eston Nab, Yorkshire (Ironstone-Beds). — Geologisches Alter: Mittellias. — (Nach J. Phillips: Monograph of British Belemnitidae, London, Palaeont. Soc. 1865, Pl. IV, Fig. 10 D.)

Unterschiede bestehen, sondern daß wir erst einen Längsschnitt anfertigen müssen, um festzustellen, in welche der bisher unterschiedenen Gruppen diese Form einzureihen ist. Eine Systematik, die auf den Bau des Embryonalrostrums keine Rücksicht nimmt und nur nach den allgemeinen Formen und Umrissen sowie nach dem Verlaufe der Längsfurchen der Außenseite die einzelnen Gattungen und Arten unterscheidet, ist daher nicht imstande, uns einen Einblick in die wahren Verwandtschaftsverhältnisse der Belemniten zu verschaffen.

Auf jeden Fall läßt sich schon jetzt feststellen, daß unter den Belemniten zwei fundamental voneinander verschiedene Stämme stecken, die in Zukunft nicht mehr in einer einzigen Gattung „Belemnites" vereinigt werden dürfen und die durch eine so tiefe Kluft voneinander geschieden sind, daß wir berechtigt sind, sie in zwei Familien zu scheiden, für die ich die Bezeichnungen Conirostridae und Clavirostridae in Vorschlag bringe.

Der letzte Gruppierungsversuch der Belemniten durch E. Werner (1913) hat dem Baue des Embryonalrostrums keinerlei Beachtung geschenkt; E. Werner[1]) hat in der „Gattung" Belemnites zwar sieben „Gruppen" der „Sektion" Acoeli unterschieden, aber diese Systematik beruht nur auf rein äußerlichen Merkmalen, wie folgende Übersicht zeigt:

Systematische Gruppierung der Sektion „Acoeli" der Gattung Belemnites (nach E. Werner, 1913).

I. Curti. — Rostrum ohne Furchen. — Höchstens die Länge eines kleinen Fingers erreichend. — Alveole stets tiefer als bis zur Mitte des Rostrums reichend.

II. Clavati. — Rostrum schlank, zur Keulenform neigend, ohne Furchen an der Spitze.

III. Paxillosi. — Rostrum zylindrisch, meist stattliche Formen mit Dorsolateralfurchen.

IV. Digitales. — Rostrum sehr stark komprimiert, Hinterende rasch verjüngt. Meist eine Ventralfurche vorhanden.

V. Tripartiti. — Rostrum meist schlank. Ventralfurche und Dorsolateralfurchen vorhanden, von denen die eine oder die anderen vorherrschen können. (Hier werden weitere drei Gruppen unterschieden: a) glatte Acuarii, b) gestreifte Acuarii, c) Trisulcati).

VI. Rhenani. — „Keine gut umrissene Gruppe." Meist stattliche Rostren ohne Ventralfurchen.

VII. Gigantei. — Riesenformen. Meist mit Dorsolateralfurchen und einer Ventralfurche.

1) E. Werner: Über die Belemniten des schwäbischen Lias und die mit ihnen verwandten Formen des Braunen Jura (Acoeli). Paläontographica 1913, Bd. LIX, p. 103—146, Taf. X—XIII.

Eine derartige Gliederung kann unter Umständen ausreichen, um eine Unterscheidung zu stratigraphischen Zwecken zu erzielen, sie kann aber keinen Anspruch darauf machen, als eine Systematik auf morphologischer Grundlage zu gelten. Es wird notwendig sein, die Systematik der Belemniten von Grund auf neu aufzubauen, wenn wir einmal daran gehen wollen, die verwandtschaftlichen Beziehungen der Belemniten aufzuspüren.

Eine derartige Untersuchung würde jedoch über das Ziel weit hinausgreifen, das ich mir mit der paläobiologischen Analyse der Dibranchiaten gesteckt habe. Für diese ist allerdings die Feststellung eines verschiedenen Baues des Embryonalrostrums bei den Belemniten von Wichtigkeit, da sie beweist, daß, von verschiedenen Ausgangspunkten aus, bei zwei verschiedenen Stämmen sich im erwachsenen Zustand analoge Rostrumformen ergeben können; diese Erscheinung muß durch eine gleichartige Funktion des Rostrums bei jenen Formen bedingt sein, deren Rostren im Alter übereinstimmen, während das Rostrum der Vorfahren, wie aus der ganz verschiedenen Form der Embryonalrostren hervorgeht, eine verschiedene Funktion besessen haben muß. Aus diesem Grunde ist es wichtig, die beiden folgenden Gruppen oder richtiger Familien unter den Belemniten so scharf als möglich auseinander zu halten:

I. Familie: Conirostridae (z. B. Fig. 49—51).

Das Embryonalrostrum besteht aus einer hohlkegelförmigen oder dütenförmigen Umhüllung des Phragmokons, die sich im Laufe der ontogenetischen Entwicklung dahin spezialisiert, daß in der Achsenverlängerung des Phragmokons ein gesteigertes Längenwachstum eintritt, wodurch das Rostrum bei zunehmendem Alter immer spitzer wird, sofern auch die jüngeren Anwachsschichten des Rostrums das gesteigerte Längenwachstum in der Rostrumachse beibehalten.

2. Familie: Clavirostridae (z. B. Fig. 47—48).

Das Embryonalrostrum besteht aus einer kürzeren oder längeren Keule, welche sich mit einer schüsselförmigen Erweiterung des Vorderendes um die Embryonalblase des Phragmokons legt und eine feine, nadelförmige Spitze in den „Pseudoalveolenraum" (E. Stolley) entsendet. Die jüngeren Anwachsschichten verlaufen entweder

unabhängig von der Achsenstellung des Embryonalrostrums (z. B. bei Acroteuthis) oder legen sich in parallelen Schichten um das Embryonalrostrum (z. B. bei Hibolites, Belemnites clavatus, Belemnites semisulcatus usw.)

Die schönen Untersuchungen E. von Buelows[1]) haben uns in jüngster Zeit über den Bau des Embryonalrostrums von Aulacoceras sulcatum Hauer sehr genaue und wertvolle Aufschlüsse gebracht. Aus diesen Untersuchungen geht mit voller Klarheit hervor, daß schon bei Aulacoceras aus der oberen Trias das Embryonalrostrum eine keulenförmige Gestalt besaß, wie aus der nebenstehenden Skizze hervorgeht, die ich nach den Abbildungen Buelows (l. c., Taf. LVII, Fig. 3 und Taf. LVIII, Fig. 3) kombiniert habe und etwas schematisiert hier wiedergebe (Fig. 54).

Das auffallendste Merkmal des Rostrums von Aulacoceras sulcatum, var. timorensis besteht in den „Fiederstreifen", welche von einer bestimmten Zone des Phragmokons nach oben, außen und unten ausstrahlen, wenn wir den Längsschnitt durch

Fig. 54. Längsschnitt durch das Rostrum von Aulacoceras sulcatum, v. Hauer, 1860, var. timorensis, Wanner, 1911. ($^3/_4$ nat. Gr.) Schematische Originalskizze auf Grundlage der von E. v. Buelow (Paläontologie v. Timor, 4. Lief., 7. Teil, Taf. LVII, Fig. 3 und Taf. LVIII, Fig. 3, Stuttgart 1915) mitgeteilten Abbildungen und nach diesen (vgl. p. 16 ff.) kombiniert. — Fundort: Insel Timor (Nifoekoko and Bihati). — Geologisches Alter: Karnische und norische Stufe der oberen Trias. — Sehr häufig (v. Bülow untersuchte ca. 2500 Exemplare von Timor). — Zu beachten: Clavirostridentypus des Embryonalrostrums („Endstachel" nach v. Buelow); die strahlenförmigen „Fiederstreifen"; den Abschluß des Längenwachstums nach Bildung des Embryonalrostrums.

das Rostrum senkrecht zur Horizontalebene orientieren. Aus den Anwachsstreifen des Rostrums ist klar zu erkennen, daß von dieser Zone aus das Rostrum gleichmäßig nach außen wächst und somit keineswegs dem Typus entspricht, den z. B. Belemnites clavatus repräsentiert, denn bei letzterem legen sich die auf das Embryonalrostrum folgenden, jüngeren Lagen konzentrisch um das Embryonalrostrum herum, wachsen aber dann in der Längsachse des Phrag-

1) E. v. Buelow: Orthoceren und Belemnitiden des Trias von Timor. Aus: Paläontologie von Timor, herausgeg. von J. Wanner, 4. Lief., 7. Teil. Stuttgart 1915.

mokons und des Embryonalrostrums nach hinten stark aus, so daß bei der Ablagerung jeder neuen Anwachsschicht das Rostrum an Länge zunimmt.

Bei Aulacoceras dagegen geht das Wachstum des Rostrums in total verschiedener Weise vor sich. Mit der Bildung des ,,Endstachels", wie von Buelow das Embryonalrostrum nennt, ist das Längenwachstum des Rostrums vollständig abgeschlossen. Die jüngeren Anwachsschichten sind in ihrem Verlaufe vom Embryonalrostrum vollständig unabhängig und tragen nur dazu bei, das Rostrum zu verdicken.

Der Gegensatz im Aufbaue des Rostrums zwischen dem als Beispiel eines clavirostriden Belemniten herangezogenen Belemnites clavatus und Aulacoceras sulcatum ist so außerordentlich groß, daß daraus der Schluß gezogen werden muß, daß die Aulacoceratiden unmöglich die Ahnen der clavirostriden Belemniten sein können.

Dagegen ist der gleichartige Bau und die übereinstimmende Anlage des Embryonalrostrums der beiden verglichenen Typen phylogenetisch insofern von großer Bedeutung, als dadurch eine gemeinsame Abstammung der Clavirostriden und der Aulacoceratiden von einer und derselben Ahnengruppe bewiesen erscheint.

G. Steinmann und E. von Buelow haben die Ansicht vertreten, daß die Belemniten von den Atractiten der Liasformation ihren Ausgang genommen haben.

Während G. Steinmann[1]) den Nachweis zu erbringen sucht, daß die eozäne Gattung Vasseuria auf Aulacoceras zurückgeht und die oberkretazischen Gattungen Belemnitella und Gonioteuthis von der obertriadischen Gattung Dictyoconites abstammen, verknüpft er weiter die oberkretazische Gattung Actinocamax mit dem obertriadischen Actinoconites; die übrigen Belemniten sollen nach Steinmann aus der obertriadischen Gattung Atractites hervorgegangen sein. Nach Steinmann würde die ,,Gattungsbezeichnung" Atractites ebenso wie die Bezeichnung Belemnites nur ein Entwicklungsstadium des Belemnoideenstammes bezeichnen. E. v. Buelow[2])

---

1) G. Steinmann: Zur Phylogenie der Belemnoidea. Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, IV. Bd., 2. Heft, p. 103—123. Berlin 1910.

2) E. von Buelow: l. c., p. 59.

hat sich den Anschauungen Steinmanns in den wesentlichen Punkten angeschlossen und weicht nur insofern von Steinmann ab, als er die Vermutung ausspricht, daß der „ganze Belemnitenstamm in dem der Atractiten wurzelt".

Bis jetzt liegen jedoch keine Untersuchungen über die ersten Jugendstadien der Gattung Atractites vor und solange diese fehlen, fehlt auch jede sichere Grundlage für die Beurteilung eines phylogenetischen Zusammenhanges mit den Stämmen der Conirostriden und der Clavirostriden. Aus oberflächlichen Formähnlichkeiten dürfen auch bei Cephalopoden keine phylogenetischen Schlüsse nach dem Standardbeispiel Ichthyosaurus — Delphinus gezogen werden, denn auch hier wie überall gilt der Grundsatz aller morphologischer Forschung: nur der Bau, aber nie die Form, kann eine Verwandtschaft beweisen.

Die übereinstimmende Form der ausgewachsenen Rostren von Aulacoteuthis, Belemnites paxillosus und Aulacoceras sulcatum bei total verschiedenem ontogenetischem Bau des Rostrums kann nur so verstanden werden, daß dieselbe Gestalt auf drei verschiedenen, konvergenten, phylogenetischen Wegen erreicht worden ist.

III. Die spießartigen Rostralverlängerungen von Cuspiteuthis (n. g.) acuarius und Mucroteuthis (n. g.) giganteus und deren Bau.

Unter den zahlreichen Belemniten der Juraformation sind der im mittleren Lias beginnende und im oberen Lias erlöschende Belemnites acuarius Schlotheim spec. und der im unteren Dogger beginnende und im oberen Dogger wieder erlöschende Belemnites giganteus Schlotheim spec. sicher die weitaus merkwürdigsten.

Beide Arten weisen so übereinstimmende Spezialisationen des Rostrums auf, daß man zunächst daran denken könnte, daß beide Arten einem und demselben Stamme angehören, wofür auch die stratigraphische Verbreitung sprechen würde; ein genauer Vergleich der ältesten Anwachsschichten der Rostren beider Arten beweist jedoch einwandfrei, daß diese so überaus ähnlichen Spezialisationen von Angehörigen zweier verschiedener Stämme der Belemniten zu verschiedenen Zeiten ganz unabhängig voneinander erworben wurden und daß somit die Übereinstimmung in Form und

Bau der spießartigen Verlängerungen nur eine parallele Anpassung an eine gleichartige Lebensweise darstellt.

Die Spezialisationen des Rostrums bei Belemnites acuarius und bei Belemnites giganteus weichen so sehr von jenen ab, die wir bei den übrigen Belemniten antreffen, daß wir berechtigt sind, beide Arten als Vertreter selbständiger Gattungen von diesen abzutrennen.

Ebenso, wie jetzt allgemein die Gattungen Acroteuthis, Oxyteuthis, Hibolites, Neohibolites, Duvalia usw. von der ehemals alle Arten umfassenden Sammelgattung Belemnites abgetrennt werden, müssen wir auch für diese beiden Arten, Belemnites acuarius und Belemnites giganteus, neue Gattungen aufstellen.

Nun hat zwar schon Blainville verschiedene Belemniten, unter denen sich auch Belemnites acuarius befand, unter dem Namen Pseudobelus zusammengefaßt, ohne jedoch diese Gattung näher zu kennzeichnen. Wie K. A. von Zittel 1884 hervorhob, bezog sich der Name Pseudobelus eigentlich nur auf unvollständige Belemnitenscheiden; während noch F. A. Quenstedt der Meinung war, daß Pseudobelus striatus Blv. und Pseudobelus laevis Blv. als Synonyme des Belemnites acuarius Schlotheim zu betrachten seien, ist später z. B. von K. A. von Zittel der Name Pseudobelus als eine Bezeichnung für die Sektion der bipartiten Belemniten und als ein Synonym von Belemnopsis pp. und Hibolites pp. betrachtet worden. In der letzten, von F. Broili bearbeiteten Auflage der Zittelschen „Grundzüge der Paläontologie" ist dem Namen Pseudobelus wieder ein anderer Begriffsinhalt gegeben worden, so daß schon diese wenigen Beispiele zeigen, welche Verwirrung in der Synonymik einzelner Belemnitengruppen herrscht. Da eine genaue Definition von „Pseudobelus" noch immer fehlt, so dürfte es wohl geboten sein, diesen Namen überhaupt nicht mehr anzuwenden. Daher sind wir gezwungen, den so außerordentlich auffallenden Typus des „Belemnites" acuarius Schlotheim spec. als Vertreter einer selbständigen Gattung anzusehen, für welche ich den neuen Namen Cuspiteuthis in Vorschlag bringe.

A. Cuspiteuthis (n. g.) acuarius Schloth. (Fig. 55—56).

Über die Struktur des Rostrums von Cuspiteuthis acuarius liegen uns schon aus älterer Zeit so eingehende Untersuchungen vor, daß wir uns darüber ein gutes Bild machen können.

Zunächst fällt uns auf, daß die Alveole sehr kurz ist und daher bei den vollständig erwachsenen Formen in einem auffallenden Gegensatz zum Rostrum steht.

Das Rostrum von Cuspiteuthis acuarius ist enorm verlängert; kein anderer Belemnit hat eine solche relative Länge des Rostrums im Vergleiche mit der Alveole aufzuweisen; vielleicht ist Xiphoteuthis elongata de la Beche eine Art, bei der das Rostrum eine ebenso große Länge erreichte, aber bei der noch immer sehr dürftigen Kenntnis von dieser Art ist die genaue Länge des Rostrums nicht sicher zu berechnen.

In der ontogenetischen Entwicklung des Rostrums von Cuspiteuthis acuarius sind drei Entwicklungsabschnitte zu unterscheiden, die scharf voneinander getrennt sind.

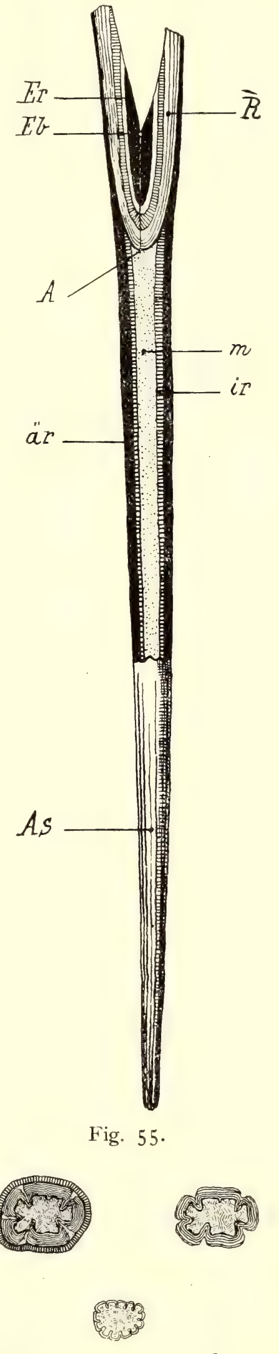


Fig. 55.

Fig. 55. Längsschnitt durch das Rostrum und die spießartige Verlängerung desselben von Cuspiteuthis acuarius Schlotheim, aus dem Lias ε von Süddeutschland. Das Ende des Spießes ist nicht durchschnitten. ($^3/_4$ nat. Gr.) Schematische Rekonstruktion (Originalzeichnung). *Er* = Embryonalrostrum. *Eb* = Embryonalblase des Phragmokons. *R* = Rostrum. *A* = Ende der Apikallinie. *m* = „markige" Innenschicht des „Spießes". *ir* = innere Rindenschichten des „Spießes". *är* = äußere Rindenschicht des „Spießes" und des Rostrums. *As* = Außenschicht (*är*) des „Spießes" mit den für unausgewachsene Exemplare charakteristischen Längsstreifen, die bei erwachsenen Individuen nicht mehr sichtbar sind.

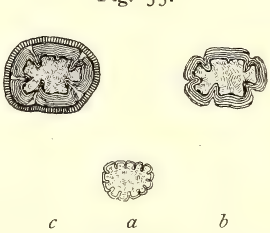


Fig. 56.

Fig. 56. Schematische Querschnitte durch drei verschieden alte „Spieße" von Cuspiteuthis acuarius Schlotheim. (Schwach vergrößert.) *a*: Querschnitt durch den Spieß unmittelbar nach der Bildung desselben. Die Außenschicht ist stark eingefaltet, das Innere „markig". *b*: Querschnitt durch den Spieß eines etwas älteren Tieres, bei dem sich über die erste Rindenschicht mehrere dünne, blätterige Schichten gelegt haben, die zusammen die „inneren Rindenschichten" bilden. *c*: Querschnitt durch den Spieß eines alten Exemplars, bei dem sich bereits die äußere Rindenschicht (vgl. p. 138) gebildet hat, die im Gegensatz zu den blätterigen „inneren Rindenschichten" aus kompakter Kalkfasermasse aufgebaut ist, und deren Bildung den Wachstumsabschluß in der Achsenrichtung des Rostrums bezeichnet (Originalzeichnung).

Erster Entwicklungsabschnitt.

Das Embryonalrostrum von Cuspiteuthis acuarius ist nach dem Typus der Conirostriden gebaut, d. h. die erste, aus radialen Kalkfasern gebildete Schicht des Rostrums besteht aus einem die unteren Teile des Phragmokons umfassenden Kegel, dessen Ende eine olivenförmige Abrundung zeigt. Um diese erste Schicht des Rostrums legen sich weitere Schichten an, welche das gleiche Krümmungsprofil wie die erste Anwachsschicht des Rostrums aufweisen. Jede neue Schicht greift ein kleines Stück höher auf den Phragmokon hinauf.

Quenstedt war der Ansicht, daß einzelne unvollständig erhaltene Rostren aus dem Lias (ζ) von Heiningen, die er als Belemnites acuarius macer beschrieb und abbildete, „abgebrochenen Oberteile" von Belemniten der Acuarius-Gruppe seien. Vergleichen wir jedoch diese Exemplare mit dem typischen Acuarius, so sehen wir, daß an eine solche Deutung nicht gedacht werden kann, da das Embryonalrostrum von Acuarius ganz anders geformt ist. Gewiß hat Quenstedt Recht, wenn er hervorhebt, daß die Longitudinalstreifen an der Außenseite des Rostrums dann scharf ausgeprägt sind, wenn die Rostren innen kalkarm sind, aber das erste Entwicklungsstadium von Cuspiteuthis acuarius besteht aus massiven und nicht aus lockeren, eingefalteten Schichten, die dem zweiten Entwicklungsstadium des Rostrums angehören.

Wenn diese Entwicklungsperiode abgeschlossen ist, so stellt sich das Rostrum als ein „kurzscheidiger Belemnit" dar, dessen Oberfläche geglättet erscheint und ein abgerundetes, stumpfes Ende besitzt.

Zweiter Entwicklungsabschnitt.

Wenn das Rostrum eine Länge von 4—6 cm erreicht hat[1]), so tritt eine höchst auffallende, abrupte Änderung im Wachstum des Rostrums ein.

Wie mit einem Schlage beginnt das Rostrum enorm in die Länge zu wachsen. Die Grenze zwischen der letzten Kalkschicht des Rostrums, die noch nach dem normalen Belemnitentypus gebaut ist, und der neuen, spießartigen Verlängerung ist absolut

1) F. A. Quenstedt: Petrefaktenkunde Deutschlands, I. Abt. Bd. I (Cephalopoden), p. 406 (1 ½ Zoll angegeben).

scharf und bei einem Längsschnitt deutlich zu beobachten. Dieses über die älteren Schichten des Rostrums sich legende, durchaus von der nächst älteren Schicht formverschiedene neue Rostrum unterscheidet sich auch in seinem Baue sehr bestimmt von den älteren Lagen, indem es nicht durch und durch verkalkt, sondern im Innern von einem lockeren, schwammigen Gewebe erfüllt bleibt, das Quenstedt mit der markigen Achse einer Pflanze vergleicht. Am ehesten ist die Bildung im Innern der Rostralverlängerung von Cuspiteuthis acuarius mit der Struktur der im Aufbau begriffenen Lagen eines Sepienschulpes zu vergleichen; wahrscheinlich ist der von schwammigem Kalkgewebe erfüllte Innenraum der Rostralverlängerung von einer chitinösen Masse erfüllt gewesen, in welche von der kalkigen Außenschicht her Kalkblätter vorsprangen. Der Verlauf und die Lage dieser Kalklamellen ist durch die tiefen Längsfurchen bezeichnet, welche an der Oberfläche der spießartigen Verlängerung zu beobachten und an der Spitze derselben am zahlreichsten und schärfsten ausgeprägt sind (Fig. 55, *As*).

Die von Quenstedt abgebildeten Querschnitte derartiger Spieße sind außerordentlich lehrreich. Sie lassen klar erkennen, daß die in das chitinöse Innere vorspringenden longitudinalen Kalkfalten in der ersten Umhüllung des Innenhohlraums am weitaus schärfsten ausgeprägt sind (Fig. 56, *a*); wächst das Rostrum aber weiter und legen sich neue Anwachsschichten von außen her an, so füllen sich die tiefen Furchen der Oberfläche, die den in das Innere vorspringenden Kalklamellen entsprechen, allmählich aus (Fig. 56, *b*), so daß endlich die äußerste Schicht des Rostrums eine ungefaltete Wand bildet (Fig. 56, *c*).

Ist der Spieß eben erst angelegt worden, so sind die älteren Teile des Rostrums von den jüngeren so scharf unterschieden, daß das ganze Rostrum den Eindruck macht, als ob ein kurzer, plump gebauter Belemnit in der Alveole eines anderen, spitzrostrigen Belemniten stecken würde. Erst bei weiterem Wachstum und in höherem Alter verschwindet dieser äußerlich sichtbare Gegensatz zwischen den älteren und den jüngeren Teilen des Rostrums, so daß die von Quenstedt als Belemnites acuarius gigas bezeichneten sehr alten Individuen des Cuspiteuthis acuarius aus dem oberen Lias von Ohmden in Württemberg äußerlich nicht mehr erkennen lassen, bei welcher Stelle des Rostrums die spießartige Verlängerung beginnt.

Dritter Entwicklungsabschnitt.

Ist das Wachstum des Rostrums in der Längsachse abgeschlossen, so beginnt sich die Außenschicht zu verstärken und zu glätten, so daß die für unausgewachsene Individuen bezeichnenden Längsfurchen völlig verschwinden. Im Gegensatz zu der „markigen" Struktur der inneren Lagen des Rostrums im Bereiche des „Spießes" ist die zuletzt abgelagerte Außenschicht aus kompakter Kalkfasermasse aufgebaut und auf einem Querschnitt durch das Rostrum eines voll erwachsenen Individuums deutlich von den inneren Lagen zu unterscheiden, wie schon Quenstedt richtig beobachtet hat (Fig. 56, *c*).

Ebenso, wie im Bereiche des „Spießes" die Längsfurchen verschwinden, wird auch der Gegensatz zwischen dem Rostrum des ersten und dem „Spieß" des zweiten Entwicklungsabschnittes, der noch während des zweiten Entwicklungsabschnittes auch äußerlich sichtbar geblieben war, allmählich ausgeglichen, so daß bei sehr alten Individuen das ganze Rostrum als ein einheitlich gebauter, sehr spitzer und schlanker Kegel erscheint, der äußerlich keine Spur der so verschiedenen inneren Bauart während der beiden ersten Entwicklungsstadien erkennen läßt.

Aus dieser Darstellung wird es auch begreiflich, warum bei unausgewachsenen Individuen der Spieß durch den Gesteinsdruck so häufig zerquetscht wurde, während ältere Exemplare derartige Verdrückungserscheinungen nur sehr selten aufweisen. Sehr häufig sind bei Individuen, die noch während der zweiten Entwicklungsperiode zugrunde gegangen sind, Achsenverbiegungen zu beobachten, die beweisen, daß der „Spieß" von Cuspiteuthis acuarius bei weitem nicht so widerstandsfähig war, wie das Rostrum der normal gebauten Belemniten.

Cuspiteuthis acuarius tritt zum ersten Male in den Amaltheentonen des mittleren deutschen Lias auf; diese ältesten Vertreter der Art unterscheiden sich von den oberliassischen Formen nur durch ihre geringere Größe. Quenstedt hat die älteren Vertreter der Art als Belemnites acuarius amalthei im Gegensatz zu dem in den Posidonienschiefern (Lias ε) auftretenden Belemnites acuarius posidoniae unterschieden. Die „gestreiften Acuarii" sind, wie Quenstedt[1]) hervorhebt, stets kürzer als die „glatten

1) F. A. Quenstedt: Petrefaktenkunde Deutschlands, l. c., 1849, p. 412.

Acuarii"; dies ist daraus zu erklären, daß es eben Jugendformen sind, bei denen die Streifen stärker ausgebildet sind als bei den älteren oder gar bei den erwachsenen Formen. Die übrigen Unterschiede zwischen den einzelnen, von Quenstedt unterschiedenen Abarten sind wohl nur auf Rechnung der individuellen Variabilität zu setzen.

Wir gelangen nach diesen Erörterungen zu der folgenden Diagnose von Cuspiteuthis acuarius Schlotheim spec.:

Cuspiteuthis, nov. gen. Type der Gattung und Art: Cuspiteuthis acuarius Schlotheim.

Diagnose: Embryonalrostrum nach dem Typus der Conirostriden gebaut, einen stumpfspitzigen, terminal abgerundeten Kegel bildend. Die ersten Anwachsschichten legen sich in konzentrischen Düten um das Embryonalrostrum, bis das Rostrum die Länge von 40—60 mm erreicht hat. Dann wird die Abscheidung der kompakten Düten, deren jede einem Fingerling vergleichbar ist, plötzlich abgebrochen und es setzt sich als nächste Schicht des Rostrums ein außerordentlich langer, sehr zart gebauter „Spieß" an das Hinterende des Rostrums an, der nur eine sehr dünne, dem Gebirgsdruck keinen Widerstand leistende Außenschicht mit vielen Längsfalten und ein von Fasergewebe erfülltes Inneres besitzt. Besonders zahlreich sind diese Längsfalten am hinteren Ende des Spießes; sie verschwinden bei fortschreitendem Wachstum und der Abscheidung weiterer Lagen des Spießes mehr und mehr, bis bei völlig erwachsenen Individuen der Spieß von einer ungefurchten, glatten und aus massiven, radialstrahligen Kalkfasern aufgebauten Schicht umhüllt wird. Bei jüngeren Individuen ist der Gegensatz zwischen dem Rostrumabschnitt vor der Ausbildung des Spießes und dem Spieß selbst deutlich sichtbar, verschwindet aber bei voll erwachsenen Individuen.

Cuspiteuthis acuarius ist nur aus dem Lias bekannt.

Die Frage, ob außer Cuspiteuthis acuarius noch weitere Arten der Gattung Cuspiteuthis zu unterscheiden sind, wird erst beantwortet werden können, wenn bei der notwendigen Revision des bisher vorliegenden Materials mehr Rücksicht auf die Altersunterschiede und die große individuelle Variationsbreite genommen worden sein wird, als dies bisher der Fall war.

B. Mucroteuthis (n. g.) giganteus Schloth. (Fig. 49).

Während die Gattung Cuspiteuthis auf den Lias beschränkt ist, gehört die im folgenden zu besprechende Gattung ausschließlich dem Braunen Jura an. Die ersten Exemplare treten im Braunen Jura β auf, werden im Braunen Jura γ häufiger, dominieren im Braunen Jura δ und verschwinden wieder im Braunen Jura ε.

Dieser Riese unter den Belemniten läßt ebenso wie Cuspiteuthis acuarius erkennen, daß im Verlaufe der ontogenetischen Entwicklung zwei Wachstumsperioden zu unterscheiden sind, die sich ebenso fundamental voneinander unterscheiden wie die beiden ersten Wachstumsperioden von Cuspiteuthis acuarius und daß also auf die Bildungsperiode der übereinander gelagerten dünnen Kalkdüten eine Bildungsperiode folgt, in der ein im Innern mit lockerem Fasergewebe erfüllter ,,Spieß" gebildet wird. Die dritte Wachstumsperiode, die wir bei Cuspiteuthis acuarius unterscheiden konnten, fehlt jedoch bei Mucroteuthis giganteus gänzlich.

Wenn wir diese verschiedenen Wachstumsperioden von Mucroteuthis giganteus genauer untersuchen und mit den entsprechenden Perioden des Wachstums von Cuspiteuthis acuarius eingehender vergleichen, so ergeben sich sehr beträchtliche Unterschiede.

Erster Entwicklungsabschnitt.

Das Embryonalrostrum ist ein sehr kleiner, scharfspitziger, dütenförmiger Hohlkegel, der sich in Gestalt einer aus radialstrahligen Kalkfasern aufgebauten Düte um den Anfang des Phragmokons legt. Schon die nächstfolgende Schicht umhüllt einen viel größeren Abschnitt des Phragmokons, ohne aber die scharfspitzige Zuckerhutform zu verlieren. Bei den weiteren, jüngeren Anwachsschichten nimmt das Längenwachstum in der Achsenverlängerung des Phragmokons zu, während die immer höher auf den Phragmokon hinaufgreifenden vorderen Abschnitte der jüngeren Anwachsschichten immer dünner werden. Die Zahl der übereinander liegenden Rostrumschichten dieser ersten Anwachsperiode ist bedeutend größer als bei Cuspiteuthis.

Der wichtigste Unterschied zwischen Cuspiteuthis und Mucroteuthis liegt jedoch in der total verschiedenen Form des Embryonalrostrums, wie ein Vergleich der Längsschnitte durch die Rostren beider Typen sofort erkennen läßt. Die letzte Schicht der ersten Wachstumsperiode ist bei Cuspiteuthis acuarius fingerlingartig ge-

formt und am Ende abgerundet, bei Mucroteuthis giganteus dagegen zuckerhutförmig und am Ende scharf zugespitzt.

Zweiter Entwicklungsabschnitt.

Ebenso wie bei Cuspiteuthis acuarius auf die erste Entwicklungsperiode des Rostrums die abrupt einsetzende Bildung des ,,Spießes" folgt, ist dies auch bei Mucroteuthis giganteus der Fall.

Dieser ,,Spieß" ist an Exemplaren, die noch nicht voll erwachsen sind, mitunter sehr deutlich von den Anwachsschichten der ersten Wachstumsperiode abgesetzt, wie schon Quenstedt bei Besprechung seines Belemnites giganteus ventricosus hervorhob. Ob jene Exemplare, bei denen äußerlich keine Grenze zwischen dem Spieß und den Schichten der ersten Anwachsperiode sichtbar ist, nur individuelle Abweichungen darstellen oder ob sie verschiedenen Arten angehören, wäre noch genauer zu untersuchen, da die letzte Revision der Belemniten des deutschen Lias und Dogger durch Erich Werner sehr unbefriedigende Ergebnisse gezeitigt hat. Die Revision dieser Belemnitengruppe muß, wie die der meisten anderen Gruppen, von Grund auf und von ganz anderen Gesichtspunkten aus in Angriff genommen werden, wenn wir wirklich einen Einblick in die Verwandtschaftsverhältnisse der Belemniten gewinnen wollen und uns nicht nur damit begnügen, die äußeren Körperformen der Belemniten zu unnatürlichen Gruppen zusammenzustellen.

Ebenso wie bei Cuspiteuthis ist die Struktur des ,,Spießes" bei Mucroteuthis wesentlich von den älteren Teilen des Rostrums verschieden; ihr Querschnitt zeigt, daß das Innere von einem lockeren Fasergewebe erfüllt ist, was zur Folge hat, daß die Enden dieser Rostren sehr häufig durch den Gebirgsdruck zerquetscht worden sind. Mitunter ist der Innenraum des Spießes von Kalkspat ausgefüllt.

Auch bei Mucroteuthis wird die Festigkeit des aus lockerem Gewebe aufgebauten Rostrumspießes durch Einfaltungen der festeren Außenschicht erhöht. Während jedoch bei Cuspiteuthis in der dritten Entwicklungsperiode des Rostrums eine ungefaltete, vollkommen glatte Schicht den Abschluß des Wachstums bezeichnet und die gestreiften, eingefalteten, älteren Schichten des Spießes auf diese Weise überrindet, bleiben bei Mucroteuthis giganteus die Falten in der Endregion des Spießes auch bei den ältesten bekannten Exemplaren noch erhalten, wie die von Quenstedt mitgeteilten Abbildungen zeigen.

Wenn auch zwischen Cuspiteuthis acuarius und Mucroteuthis giganteus auffallende Ähnlichkeiten in der Ausbildung des „Spießes" bestehen, so stehen doch diesen Übereinstimmungen zahlreiche Gegensätze gegenüber, die beweisen, daß die Formengruppe des Lias und jene des Dogger nicht nur nicht näher miteinander verwandt, sondern aus ganz verschiedenen Wurzeln des Belemnitenstammes entsprossen sind.

Vor allen Dingen ist das ganz verschiedene Verhalten der Embryonalrostren beider Typen für die Beurteilung dieser Frage entscheidend.

Es ist unmöglich anzunehmen, daß Mucroteuthis als der Nachkomme von Cuspiteuthis anzusehen ist, weil die Anfangsstadien des Rostrums in beiden Fällen gänzlich verschieden gebaut sind und zwar repräsentiert das Embryonalrostrum von Mucroteuthis den primitiveren Typus, da es nur einen dütenförmigen Überzug des Phragmokons bildet, während das Embryonalrostrum von Cuspiteuthis ein starkes Längenwachstum in der Form eines Fingerlings aufweist.

Der „Spießtypus" ist also bei den Belemniten zweimal auf parallelen Wegen von zwei verschiedenen Stämmen erreicht worden.

IV. Das Rostrum der Belopteriden.

Während die Formunterschiede der Belemnitenrostren bei den jurassischen und kretazischen Gattungen in verhältnismäßig engen Grenzen schwanken und extreme Typen wie Cuspiteuthis und Duvalia zu den Ausnahmen gehören, treten uns vor dem Erlöschen der Belemniten im Alttertiär sehr merkwürdig gestaltete Rostren entgegen, deren nähere Untersuchung ergeben hat, daß sie zu den Belemniten gehören. Diese Reste sind unter den Namen Belopterina, Beloptera, Belosepiella und Vasseuria beschrieben worden.

A. Belopterina Levesquei Fér. et d'Orbigny, 1839 (Fig. 57).

Geologische Verbreitung: Suessonien. — (Untereozän.)

Geographische Verbreitung: Thanétien von Rheims; Sande von Cuise Lamotte (Oise), Thury-sous-Clermont, Gilocourt.

Landénien Flanderns (= Thanétien).

Londinien (London Clay) von Highgate.

Die Achse des Rostrums ist gegen die Ventralseite umgebogen und endet mit einer unregelmäßigen, kolbigen Verdickung. Die obere Hälfte des erhaltenen Teiles des Rostrums ist durch den Besitz von drei schwachen Kielen gekennzeichnet; der eine verläuft in der Medianlinie der Ventralseite, die beiden anderen sind als Lateralkiele ausgebildet, welche sich vor ihrem Hinterende schwach gegen die Ventralseite herabbiegen[1]).

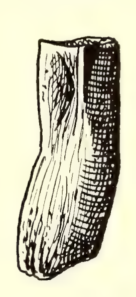




Fig. 57. Drei Ansichten (links: Dorsalansicht; Mitte: Ansicht von links; rechts: Ventralansicht) eines Rostrums von Belopterina Levesquei, Fér. et d'Orb., 1839. (Nat. Gr.) — (Nach d'Orbigny, Mollusques vivants et fossiles, Pl. XIV, Fig. 5, 6, 7, p. 308, Paris 1845.)

B. Beloptera belemnitoidea Blainville, 1825 (Fig. 58 und 59).

Geologische Verbreitung: Lutétien. — (Mitteleozän.)

Geographische Verbreitung: Bracklesham Beds von Bracklesham Bay und Bramshaw (England).

Mitteleozän Belgiens.

Mitteleozän (unterer und oberer Grobkalk) des Pariser Beckens (Beauves, Vivrais, Grypseuil, Pouchon (Oise), Grignon, Parmes, Mouchy-le-Châtel), von Biarritz (Basses-Pyrénées), Cumière a. d. Marne usw.

Die Grundform des Rostrums ist dieselbe wie bei Belopterina; dies geht besonders deutlich aus der Abbildung eines Exemplars hervor, die M. Leriche mitgeteilt hat[2]).

Beloptera belemnitoidea ist jedenfalls höher spezialisiert als Belopterina; die bei der letzteren Gattung noch sehr schwachen, kaum angedeuteten Lateralkiele haben sich zu großen, bogenförmig

---

1) Férussac et d'Orbigny: Histoire naturelle gén. et part. des Céphalopodes acétabulifères vivants et fossiles, p. 295, Pl. XX, Fig. 11, 12. Paris 1835—1840.

Munier-Chalmas: Sur les nouveaux Genres Belopterina et Bayanoteuthis. Bulletin de la Société Géologique de France (2), Vol. XXIX, p. 530. Paris 1871—1872.

R. Bullen Newton and G. F. Harris: A Revision of the British Eocene Cephalopoda. Proceeding of the Malacological Society of London 1894, Vol. I, p. 123.

2) M. Leriche: Note sur le Genre Vasseuria Munier-Chalmas. Bulletin Soc. Sci. Nat. de l'Ouest de la France (2), T. VI, Pl. IX, Fig. 6. Nantes 1906.

abgerundeten und gegen die Ventralseite herabgebogenen Platten entwickelt. Ferner hat sich die bei Belopterina kaum wahrnehmbare Einschnürung der Flanken und der Ventralseite derart gesteigert, daß ein Lateralschnitt durch das Rostrum ein sanduhrförmiges Profil zeigt. Auch die ventralwärts gerichtete Biegung des Hinterendes ist bei Beloptera stärker als bei Belopterina. Alles in allem stellen die Spezialisationen des Rostrums von Beloptera eine Steigerung der Spezialisationen von Belopterina dar.

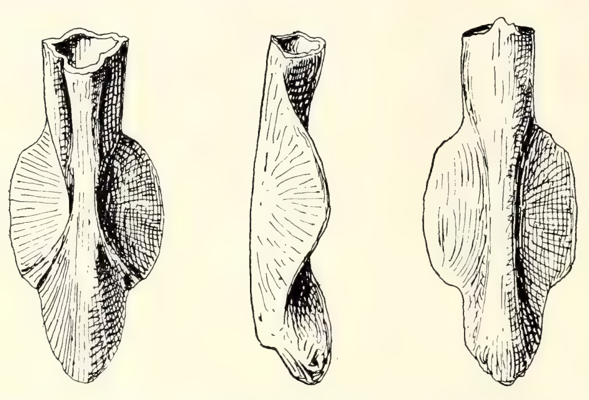


Fig. 58. Beloptera belemnitoidea, de Blainville, 1825. (Rostrum in drei Ansichten in nat. Gr.) Links: Ventralansicht; Mitte: Ansicht von rechts; rechts: Dorsalansicht. Die Zeichnung ist nach den Rekonstruktionen von d'Orbigny entworfen. — (Nach d'Orbigny, Mollusques vivants et fossiles, Pl. XIV, Fig. 1—3, Paris 1845.)

Bisher sind allgemein die Lateralkämme des Rostrums von Belopterina als die „Rudimente" der großen Lateralflügel von Beloptera betrachtet worden. Daß es sich jedoch hier um „Orimente", d. h. um beginnende, und nicht um verschwindende Bildungen handelt[1]), geht erstens daraus hervor, daß Belopterina dem unteren, Beloptera aber dem mittleren Eozän angehört und zweitens daraus, daß die Gattung Beloptera unverkennbar die Vorstufe der Gattung Vasseuria dar-

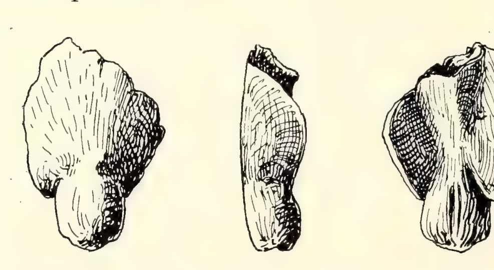


Fig. 59. Beloptera belemnitoidea, de Blainville, 1825. (Rostrum in drei Ansichten in nat. Gr.) Links: Dorsalansicht; Mitte: Ansicht von rechts; rechts: Ventralansicht. — Mitteleozän (Lutétien). — Cumières an der Marne (Frankreich). — (Nach M. Leriche, Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest., 2e sér., T. VI, Pl. IX, Fig. 6.)

1) O. Abel: Orimente und Rudimente. Mitteilungen des Naturwiss. Vereines an der Universität Wien 1914, XII. Jahrg., p. 79.

stellt, bei welcher die Lateralflügel in sehr merkwürdiger Weise spezialisiert worden sind; da eine Ableitung der Gattungen Beloptera und Belopterina von Vasseuria wegen der Reduktionserscheinungen im hinteren Teile des Rostrums von Vasseuria ausgeschlossen ist, so müssen die lateralen Kämme von Belopterina als der Beginn einer Spezialisation, also als ein „Oriment" betrachtet werden, das in weiterer Steigerung der eingeschlagenen Spezialisationsrichtung zuerst zu dem Typus Beloptera und von diesem zu dem Typus Vasseuria führte.

C. Vasseuria occidentalis Munier-Chalmas, 1880 (Fig. 60).

Geologische Verbreitung: Lutétien — (Mitteleozän.)
Geographische Verbreitung: Loire-Inférieure.
Cotentin.
Ronca (Oberitalien).

Die Reste dieser merkwürdigen Gattung sind bis zum Jahre 1906 zwei verschiedenen Dibranchiatengattungen zugeschrieben worden. Ursprünglich kannte man nur den langen und auffallend schlanken Phragmokon, der in seiner Gesamtform und im Vorhandensein zahlreicher Längsstreifen ein Dentalium-ähnliches Aussehen besitzt. Dieser Kegel zeigt im Innern zahlreiche Septen, die gegen den der Ventralseite stark genäherten Sipho gekrümmt sind. Trotz der eigentümlichen Beschaffenheit der Außenskulptur wurde dieser Rest von Munier-Chalmas für ein Rostrum gehalten, in dem noch der Phragmokon stecken sollte. Munier-Chalmas hat diese Reste unter dem Namen Vasseuria occidentalis beschrieben[1]).

Im Jahre 1905 beschrieb G. de Alessandri aus dem Grobkalk des Pariser Beckens Patella-ähnliche Schalenreste, die er zwar richtig als Reste eines fossilen Dibranchiaten erkannte, aber mit der von Munier-Chalmas aufgestellten Gattung Vasseuria in keine nähere Beziehung brachte; er errichtete für diese Reste die

---

1) Munier-Chalmas: Sur le genre Vasseuria. Bulletin de la Soc. Géologique de France (3), T. VIII, p. 291, Paris 1879—1880.

G. Vasseur: Recherches géologiques sur les terrains tertiaires de la France occidentale. Paléontologie: Atlas, Pl. I, Fig. 8—15.

M. Coßmann: Mollusques éocéniques de la Loire-Inférieure. Bulletin de la Société des Sc. Naturelles de l'ouest de la France, T. V, p. 167, Nantes 1895.

M. Coßmann et G. Pissarro: Faune éocénique du Cotentin (Mollusques). Bulletin de la Soc. Géologique de Normandie 1900, T. XIX, p. 21.

neue Gattung Belosepiella und unterschied zwei Arten, Belosepiella Cossmanni und Belosepiella Parisiensis[1]).

M. Leriche erbrachte jedoch 1906 den überzeugenden Nachweis[2]), daß Vasseuria occidentalis Mun.-Chalm. der Phragmokon und Belosepiella das Rostrum eines und desselben Tieres sei, da sich im Lutétien der Bretagne beide Reste nebeneinander fanden und der Kegel (Vasseuria) genau in eine Vertiefung der patellenförmigen Schale (Belosepiella) hineinpaßte.

M. Leriche brachte ganz richtig die Gattung Beloptera in engeren Vergleich mit Vasseuria occidentalis, sprach aber die Vermutung aus, daß die eigentümliche Gestalt des Rostrums von Vasseuria dadurch zustande gekommen sei, daß „Ses expansions latérales, au lieu de s'arrêter comme chez Beloptera, bien avant d'avoir atteint l'extrémité inférieure du rostre, se prolongent jusqu' à cette extrémité et s'y soudent."

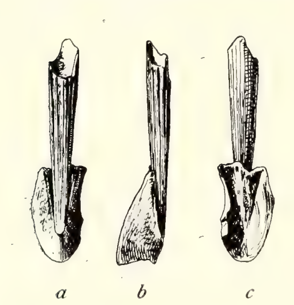


Fig. 60. Rostrum und Phragmokon von Vasseuria occidentalis, Munier-Chalmas, 1880. (Nat. Gr.) *a*: Dorsalansicht, *b*: Ansicht von links, *c*: Ventralansicht. — Geologisches Alter: Mitteleozän (Lutétien). — Fundort: Le Bois-Gouët bei Saffré (Loire-Inférieure). — (Nach M. Leriche, Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest de La France, 2e sér., T. VI, Fasc. III, Pl. IX, Fig. 1a—1c, p. 185, Nantes, 30 sept., 1906.)

Vergleicht man jedoch Vasseuria und Beloptera eingehender, so zeigt sich, daß die pflugförmige Gestalt des Rostrums von Vasseuria nur dadurch zustande gekommen sein kann, daß die hintere Hälfte der „Sanduhr" von Beloptera verloren gegangen ist, so daß nur die vordere Hälfte der „Sanduhr" mit den beiden lateralen Expansionen erhalten blieb; außerdem ging aber auch die obere Hälfte des Vorderteiles der „Sanduhr" verloren, so daß die Verbindung des Rostrums mit dem Phragmokon eine sehr lockere wurde und beide Teile bei der Fossilisation leicht voneinander getrennt werden konnten.

Wie die von M. Leriche mitgeteilten Abbildungen zeigen, hat das Rostrum von Vasseuria die Gestalt einer Pflugschar besessen und weicht daher von allen anderen Belemniten durchaus ab.

---

1) G. de Alessandri: Avanzi di un nuovo genere di Cefalopodi del'Eocene dei dintorni di Parigi. Revista Italiana di Paleontologia 1905, Vol. XI, p. 146.

2) M. Leriche: Note sur le Genre Vasseuria Munier-Chalmas. Bull. Soc. Sci. Nat. de la France (2), T. VI, p. 185, Nantes 1906.

Die Belopteriden, welche zum ersten Male im Suessonien mit der Gattung Belopterina auftreten und schon im Lutétien wieder verschwinden, hatten also nur eine kurze Lebensdauer; aus ihrer großen Seltenheit darf vielleicht der Schluß gezogen werden, daß dieser Seitenzweig des Belemnitenstammes keine besondere Bedeutung besessen hat.

G. Steinmann und E. von Buelow[1]) haben die Ansicht vertreten, daß die Gattung Vasseuria den letzten Ausläufer des Aulacoceras-Stammes darstellt. Steinmann betrachtete das unter dem Namen Belosepiella beschriebene Rostrum als Äquivalent des Belemnitenrostrums, während E. von Buelow in ,,Belosepiella" ein sekundäres Produkt des Mantels erblickt, in welchem das den Phragmokon umhüllende, an der Außenseite stark gerippte primäre Rostrum nur lose steckt. Es wäre sehr wünschenswert, durch eine genauere mikroskopische Untersuchung festzustellen, ob Leriche oder von Buelow bei der morphologischen Deutung des Rostrums von Vasseuria im Rechte ist; da sich die Originale von Leriche in der Universitätssammlung in Lille befanden, ist es während des jetzigen Krieges unmöglich, diese Frage zu klären.

V. Das Rostrum der Belemnoteuthiden.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Belemniten und den Belemnoteuthiden sind bisher noch immer nicht in befriedigender Weise aufgeklärt worden.

Diese Unklarheit ist zum Teile darin begründet, daß bisher daran festgehalten wurde, daß die Belemnoteuthiden das lange Belemnitenrostrum verloren haben und nur mehr ein Rudiment desselben besitzen.

Daß der dünne, kalkige Überzug des Phragmokons von Belemnoteuthis nicht eine rudimentäre, sondern eine orimentäre Bildung sein könne, wurde bisher überhaupt nicht in ernste Erwägung gezogen. Schon das geologische Alter der Belemnoteuthiden, deren älteste Gattung Phragmoteuthis schon in den Fischschiefern von Raibl in Kärnten (obere alpine Trias) auftritt, hätte den Gedanken nahelegen können, daß die Belemnoteuthiden vielleicht eine Gruppe

1) G. Steinmann: Zur Phylogenie der Belemnoidea. Zeitschrift f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 1910, Bd. IV, p. 107.

E. von Buelow: Orthoceren und Belemnitiden der Trias von Timor. Aus: Paläontologie von Timor 1915, IV. Lief., 7. Teil, p. 37.

darstellen, welche mit den Belemniten in keinem direkten Verwandtschaftsverhältnisse steht.

Die Familie der Belemnoteuthiden umfaßt folgende Gattungen:

1. Phragmoteuthis Mojs. — Obere Trias der Alpen[1]).
2. Belemnoteuthis Pearce. — Oberer Lias Deutschlands[2]), oberer Dogger Englands[3]) und Württembergs[4]).
3. Ostracoteuthis Zittel. — Oberer Malm (Tithon) Bayerns[5]).

---

1) E. von Mojsisovics: Die Cephalopoden der mediterranen Triasprovinz. Abhandlungen der k. k. Geologischen Reichsanstalt in Wien 1882, Bd. X, p. 304.

2) F. A. Quenstedt: Petrefaktenkunde Deutschlands. Bd. I: Cephalopoden, p. 529, Taf. XXXVI, Fig. 6, 8, 14. Quenstedt hat diese Reste als Onychoteuthis conocauda beschrieben; sie stammen aus dem schwarzen Posidonienschiefer (Lias Epsilon) von Pliensbach in Württemberg. K. A. von Zittel erwähnt sie in seinem ,,Handbuch der Paläontologie,“ Bd. II, p. 513 und sagt, daß sie ,,wahrscheinlich zu Belemnoteuthis oder einer verwandten Gattung gehören“.

3) Ch. Pearce: Proc. Geological Society, Vol. III, p. 593, London 1842.

R. Owen: A. Description of Certain Belemnites, preserved with a Great Portion of their Soft Parts in the Oxford Clay. Philosophical Transactions, p. 65, London 1844.

G. A. Mantell: Observations on Some Belemnites and other Fossil Remains of Cephalopoda in the Oxford Clay near Trowbridge, Wiltshire. Philosophical Transactions, p. 171, London 1848.

Derselbe: Supplementary Observations etc. Ibidem p. 393, 1850.

Th. H. Huxley: On the Structure of the Belemnitidae: with a Description of a more complete Specimen of Belemnites than any hitherto known, and an Account of a New Genus of Belemnitidae, Xiphoteuthis. — Memoirs of the Geological Survey of United Kingdom. Figures and Descriptions illustrative of British Organic Remains, Monograph II., p. 22, Pl. III (fol.), London 1864. Belemnoteuthis antiquus, Pl. II, Fig. 2.

4) A. Oppel: Über einige Cephalopoden der Juraformation. Württembergische naturwissenschaftliche Jahreshefte, XII. Jahrg. p. 1, Stuttgart 1855.

K. A. von Zittel: Handbuch der Paläontologie, Bd. II, p. 513, Fig. 705,

5) Ibidem, p. 510—512, Fig. 703. Der von Zittel gewählte Gattungsname Ostracoteuthis sollte für jene Reste in Anwendung bleiben, welche sicher zu den Belemnoteuthiden gehören. Da fast jeder Autor unter der Gattung Acanthoteuthis etwas anderes versteht und da mit der Zeit überhaupt in Vergessenheit geraten zu sein scheint, was für ein Rest die Type der Gattung Acanthoteuthis bildet, so muß daran erinnert werden, daß Rudolph Wagner 1839 die Gattung Acanthoteuthis für drei fossile Reste aus den lithographischen Schiefern Bayerns aufstellte, die im ersten Hefte der Graf Muensterschen ,,Beiträge zur Petrefacten-Kunde“ (Taf. IX und X, Fig. 1 und 2) zum ersten Male abgebildet wurden. Aber noch in derselben Mitteilung über Acanthoteuthis äußert sich Graf Muenster über die verschiedenen Arten dieser neuen Gattung und dehnt die Bezeichnung Acanthoteuthis auch auf die verschiedenen Reste fossiler Dibranchiaten aus den lithographischen Schiefern aus, bei denen Schulpe wie bei den lebenden Gattungen

Zur Gattung Ostracoteuthis sind auch jene Reste aus den lithographischen Schiefern Bayerns zu stellen, welche in dem kegelförmig zugespitzten Körperende noch einen gekammerten Phragmokon besitzen, wie die von E. Angermann beschriebene „Acanthoteuthis speciosa" aus dem lithographischen Schiefer von Solenhofen zeigt.

E. Angermann[1]) hat den Nachweis zu erbringen versucht, daß dieses Exemplar nicht zu den Belemnoteuthiden, sondern zu den Belemniten gehört und daß überhaupt die Gattung Acanthoteuthis nur als ein Synonym von Belemnites zu betrachten ist. Seine Beweisgründe sind folgende:

Während der Phragmokon von Belemnoteuthis antiqua aus dem oberen Dogger Englands zwei übereinander liegende Hüllschichten besitzt, die aus einer braunen, hornig-kalkigen Außenschicht und einer darunter liegenden, fibrösen, mürben, weißlich gefärbten Innenschicht bestehen, ist nach den Beobachtungen Angermanns bei Ostracoteuthis superba Zitt. keine Spur einer derartigen Hüllschicht des Phragmokons zu sehen; nur die Konothek des Phragmokons ist bei dem von Angermann untersuchten Exemplar in dürftigen Resten erhalten.

Loligo oder Ommatostrephes auftreten. So ist also der Begriffsinhalt von Acanthoteuthis bei Rudolph Wagner und bei Graf Muenster sehr verschieden; aber das eigentliche Chaos beginnt erst mit der Abhandlung von A. Wagner (Abhandl. d. Kgl. Bayer. Akad. d. Wiss. 1860, p. 751), der die schulpentragenden Formen von Acanthoteuthis abtrennt (p. 776), in einem Nachtrage jedoch (p. 818) diejenigen Arten aus den lithographischen Schiefern mit Acanthoteuthis vereinigt, die einen Phragmokon wie die Gattung Belemnoteuthis besitzen.

Nachdem noch E. Sueß (Über die Cephalopodensippe Acanthoteuthis. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien 1865, Bd. LI, p. 225) die von Bronn 1859 beschriebene Belemnoteuthis bisinuata aus den Fischschiefern von Raibl (Kärnten) der Gattung Acanthoteuthis eingereiht hatte, wuchs die Verwirrung des Begriffsinhaltes dieser Gattung immer mehr. Fast jeder Bearbeiter hatte seine eigene Ansicht über die Abgrenzung und Definition von Acanthoteuthis; das ist jedenfalls ein Zustand, der einer Klärung dieser Frage nicht förderlich sein kann. Ist man einmal gezwungen, scharf zwischen Acanthoteuthis (Rud. Wagner), A. (Münster), A. (A. Wagner), A. (E. Sueß), A. (Zittel) usw. zu unterscheiden, so ist damit ein unhaltbarer Zustand in der Systematik erreicht und der Zeitpunkt gekommen, einen Namen von derartig schwankendem Begriffsinhalt überhaupt zu eliminieren oder zum mindesten auf die erste von Rudolph Wagner unter diesem Namen beschriebene Form, Acanthoteuthis speciosa (Münster spec.) zu beschränken.

1) E. Angermann: Über das Genus Acanthoteuthis Münst. aus den lithographischen Schiefern in Bayern. Neues Jahrbuch f. Min. usw., 1902, XV. Beilagebd., p. 205.

E. Angermann weicht in der Deutung dieser Schichten erheblich von jener ab, welche G. Mantell, K. A. von Zittel u. a. von denselben gegeben haben.

Zittel hat in der Beschreibung von Ostracoteuthis superba ausdrücklich hervorgehoben, daß der dünne, zuweilen noch erhaltene, kalkige Überzug des Phragmokons als ein Rudiment des Belemnitenrostrums anzusehen sei; Zittel hält diese Schichte von gekörnelter Struktur für das Äquivalent der äußeren Hüllschicht des Phragmokons von Belemnoteuthis antiqua und von Phragmoteuthis bisinuata.

Angermann hat in seiner Schilderung eines neuen Fundes von „Acanthoteuthis speciosa" ausdrücklich hervorgehoben, daß der Phragmokon dieses Exemplars zwei verschiedenartige Hüllschichten trägt; wenigstens ist es schwer möglich, die folgende Beschreibung anders auszulegen.

„Nur an der erhaltenen Außenwand bemerkt man zwei feine rötliche horizontale Linien im gelben Gestein, 5 mm voneinander fernt, sowie eine dünne, glatte, weiße Kalkschicht als äußerste Hülle. An der Flanke des offenen Teils ist ebenfalls die ursprüngliche konische Wölbung noch vorhanden, und hier umgibt den Alveolarkegel augenscheinlich jene ‚dünne, körnelige Kalkschicht', die von Zittel in seinen „Grundzügen" erwähnt. Sie ist von eisenroter Farbe, glatt und von scheinbar schaliger Struktur."

Es ist daher nicht verständlich, wenn E. Angermann an einer späteren Stelle seiner Mitteilung nur von einer einzigen Hüllschicht des Phragmokons des von ihm untersuchten Exemplars spricht; es ist doch nicht wahrscheinlich, daß die von ihm beobachtete dünne, glatte, weiße Kalkschicht und die an einer anderen Stelle des Phragmokons sichtbare glatte, schalige, eisenrote Kalkschicht homolog sind.

Nehmen wir aber einmal an, daß Angermann im Rechte ist und daß diese einzige Hüllschicht der Konothek des Belemnitenskeletts entspricht.

Wenn dies der Fall wäre, so würde bei Ostracoteuthis das Rostrum oder ein Äquivalent desselben fehlen. Dies nimmt auch Angermann an und kommt im weiteren Verlaufe seiner Beweisführung zu dem Schlusse, daß sämtliche in den lithographischen Schiefern Bayerns gefundenen Exemplare von Ostracoteuthis und „Acanthoteuthis" das Rostrum während des Fossilisationsprozesses verloren haben; nach Angermann ist „Acanthoteuthis speciosa" wahrscheinlich

nichts anderes als das Tier von Belemnites semisulcatus Münst., von welchem sich das schwere Rostrum schon frühzeitig getrennt hat, so daß die Weichteile des Körpers und das Rostrum getrennt in den Kalkschlamm eingebettet worden sind.

Die Möglichkeit, daß bei Ostracoteuthis, bzw. „Acanthoteuthis" das bei Phragmoteuthis und Belemnoteuthis vorhandene Rostrum durch Reduktion verloren ging, hat Angermann nicht in Erwägung gezogen, sondern versucht, seine Auffassung von der Identität der „Acanthoteuthis speciosa" und des Belemnites semisulcatus durch ein weiteres Argument zu stützen.

Der Phragmokon von „Acanthoteuthis speciosa" zeigt in seinem hinteren Abschnitt eine scharfe tiefe Rinne, welche Angermann für ein Homologon jener Rinne hält, die als tiefe Furche auf dem Phragmokon von Belemnites semisulcatus zu beobachten ist.

Hierbei hat aber Angermann übersehen, daß die Rinne auf dem Phragmokon von Belemnites semisulcatus auf der Ventralseite liegt und der tiefen Ventralfurche des Rostrums dieses Belemniten entspricht, wie übrigens schon aus der Lage des Siphos mit voller Klarheit hervorgeht. Nun hat aber Zittel überzeugend dargelegt, daß die Furche im hinteren Abschnitte des Phragmokons von Ostracoteuthis superba nicht auf der Ventralseite, sondern auf der Dorsalseite des Phragmokons gelegen ist. Damit fällt jeder Versuch einer Homologisierung der beiden Furchen.

Hingegen ist sicher bewiesen, daß bei Belemnoteuthis auf der Dorsalseite des Phragmokons eine Rinne erscheint, welche gleichfalls auf den hinteren Abschnitt des Phragmokons beschränkt ist. Da jedoch Belemnoteuthis antiqua eine äußere, glatte, kalkige Außenhülle des Phragmokons besitzt, welche gegen das Hinterende desselben ebenso wie das Rostrum eines Belemniten an Dicke zunimmt, so prägt sich hier die Dorsalfurche viel schärfer aus und wird von zwei nach vorne divergierenden, gerundeten Längskielen begleitet, die sich ungefähr in der halben Länge des Phragmokons verlieren.

Diese Kiele zu beiden Seiten der Dorsalfurche fehlen bei Ostracoteuthis gänzlich. Angermann hat festgestellt, daß bei Belemnoteuthis sowohl die Rinne als auch die sie begleitenden Kiele nur in den beiden äußersten Schichten des Skeletts ausgeprägt sind und daß die Konothek selbst keine Spur dieser Rinne zeigt. Die äußerste Schicht, das „Periostricum" Mantells, in welcher die Rinne und die sie begleitenden Kiele sehr deutlich ausgeprägt

sind, ist jedoch selbst nicht verdickt, sondern wiederholt nur die Skulptur der unter ihr liegenden Schicht, in welcher sich die Kiele durch verstärktes Wachstum der radialen Fasern herausgebildet haben.

Die besprochene Skulptur des Innenskeletts von Belemnoteuthis steht wahrscheinlich mit einer Faltenbildung des Mantels in Zusammenhang. Für die Beurteilung der physiologischen Bedeutung dieser Einfaltung des Mantels ist es wichtig, die Körperform von Belemnoteuthis mit jener der lebenden Dibranchiaten zu vergleichen.

Unter den lebenden Dibranchiaten herrscht bei den nektonischen Formen des Pelagials eine Körperform vor, die zwar in Einzelheiten außerordentlich vielgestaltig ist, aber doch trotz dieser Unterschiede meist die Form eines Kegels oder eines Kelches besitzt; mitunter gleicht die Körperform nektonisch-pelagischer Oegopsiden einer sehr dünnen Spindel oder einem schlanken langen Bolzen. Ausnahmslos tragen alle diese Formen paarige Flossen, die am Hinterende des Körpers stehen; ihre Form und Größe ist zwar sehr verschieden, da sie zwischen schmalen Hautsäumen (z. B. bei Taonius pavo) und breit dreieckigen, auf der Dorsalseite zu einer großen, rhombischen Platte vereinigten Flossen (z. B. bei Abraliopsis Morisii) alle erdenklichen Formübergänge aufweisen. Stets setzen sich aber die Lateralflossen der Oegopsiden und mit einer einzigen Ausnahme[1]) auch bei den Myopsiden an der Dorsalseite des Körpers und zwar in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle am hinteren Körperende an. Nur bei den schlanksten Formen, die G. Pfeffer als „gespensterhaft" bezeichnet, wächst das sich fadenförmig verjüngende Körperende sekundär noch über die Flossen hinaus; entweder bleibt diese Verlängerung ganz flossenlos und endet mit außerordentlich feiner Spitze wie bei Taonius pavo Les., Pterygioteuthis Giardi, Galiteuthis Suhmii Hoyle, Chiroteuthis famelica Berry, Chiroteuthis vermicularis Rüppell (= Doratopsis vermicularis Rüpp.); oder die ursprünglich sehr zarte, nadelförmige, vom Gladius durchzogene terminale Verlängerung verdickt sich und nimmt die Gestalt eines Belemnites semisulcatus an, wobei ein schmaler, lateraler Hautsaum den rostrumartigen Fortsatz bis zur äußersten Spitze begleitet wie bei Chiroteuthis (Chirothauma) imperator Chun; oder es bleibt die terminale Verlängerung

1) Bei Sepia kobiensis.

nadelförmig dünn, wird aber von einer Reihe kleiner, halbkreisförmiger, lateral stehender Hautlappen begleitet wie bei der merkwürdigen Doratopsis exophthalmica Chun (Fig. 41a).

Wenn wir uns unter dem Heer der modernen Oegopsiden nach Körperformen umsehen, die mit Belemnoteuthis antiqua Pearce aus dem obersten Dogger zu vergleichen wären, so kommen nur Typen wie Illex illecebrosus Verrill oder Onychoteuthis robusta Dall. in Betracht. Bei diesen Arten läuft das Körperende kegelförmig aus und gleicht in dieser Hinsicht durchaus dem Körperende von Belemnoteuthis antiqua.

Wir werden also kaum fehlgehen, wenn wir bei dieser großen Übereinstimmung der Körperformen auch für Belemnoteuthis das Vorhandensein eines terminalen Flossenpaares annehmen.

Ebenso werden wir annehmen dürfen, daß sich diese Flossen dorsolateral, aber nicht rein lateral und auch nicht ventrolateral dem Körperende ansetzten.

Wir werden zu dieser Annahme eines terminalen und dorsoventral befestigten Flossenpaares vor allem aus physiologischen Gründen gezwungen; die spitz zulaufende Kegelform des Körpers erfordert unbedingt das Vorhandensein eines terminalen Flossenpaares, das zur Erhaltung der Körperlage während des langsamen Schwimmens und Schwebens unerläßlich ist.

Es entsteht nun die Frage, ob und inwieweit die Dorsalrinne von Belemnoteuthis mit diesem terminalen Flossenpaare in Verbindung zu bringen ist.

Da uns hier jede Möglichkeit eines Analogieschlusses fehlt, so müssen wir uns darauf beschränken, die dorsale Lage der terminalen Rinne von Belemnoteuthis zu betonen und hervorzuheben, daß die Rinne wohl nur als die Spur einer Mantelfalte angesehen werden kann. Daß sie die Ansatzstelle der terminalen Flossen bezeichnet, ist in hohem Grade wahrscheinlich.

Hingegen scheint mir außer Zweifel, daß die Rinne auf dem Phragmokon von Ostracoteuthis (= Acanthoteuthis speciosa Angermann) der Rinne von Belemnoteuthis homolog ist und, wie schon Zittel zeigte, auf der Dorsalseite des Phragmokons liegt. Daß hier die seitlichen Kiele fehlen, ist wahrscheinlich durch nichts anderes zu erklären, als durch die Reduktion der dem Belemnitenrostrum homologen Schicht bei Ostracoteuthis, so daß zwar

die Einfaltung des Mantels auch auf dem Phragmokon von Ostracoteuthis eine rinnenartige Vertiefung auf der Dorsalseite zur Folge hatte, ohne aber so scharf ausgeprägt zu werden, wie dies noch bei der älteren Belemnoteuthis antiqua der Fall war.

Für die Beurteilung des Verwandtschaftsverhältnisses zwischen den Belemniten und den Belemnoteuthiden ist die Antwort auf die Frage entscheidend, ob die äußere Hüllschicht des Phragmokons von Phragmoteuthis und Belemnoteuthis ein rudimentäres Belemnitenrostrum darstellt. Merkwürdigerweise ist niemals ein Zweifel daran laut geworden, daß die Belemnoteuthiden von Belemniten abstammen und das Rostrum bis auf die „rudimentäre", kalkige Hüllschicht des Phragmokons „verloren" haben.

Für die Richtigkeit dieser Annahme ist aber ein morphologischer Beweis ebensowenig zu erbringen wie ein chronologischer Beweis.

Wir können dagegen feststellen, daß bei Phragmoteuthis und bei Belemnoteuthis das Rostrum einen sehr einfachen, kalkigen Hohlkegel wie bei den ältesten und primitivsten Belemniten (z. B. wie bei Belemnites brevis, Belemnites excavatus, Belemnites calcar, Belemnites dens usw.) bildet; der Unterschied besteht aber darin, daß bei den Belemniten sich immer weitere Kalkschichten über das „Embryonalrostrum" legen, während dies bei den Belemnoteuthiden nicht der Fall ist. Dies genügt aber nicht, um von einem „rudimentären" Rostrum bei den Belemnoteuthiden zu sprechen.

Ebensowenig läßt sich beweisen, daß die Belemniten älter sind als die Belemnoteuthiden; beide Gruppen erscheinen fast genau zu derselben Zeit in der oberen alpinen Trias.

Sowohl die morphologischen als auch die stratigraphischen Gründe sprechen vielmehr dafür, daß die Belemniten und die Belemnoteuthiden in einer gemeinsamen Wurzel zusammenlaufen und frühzeitig divergente Spezialisationswege eingeschlagen haben.

VI. Das Rostrum von Diploconus belemnitoides Zittel (Fig. 61).

Im Jahre 1868 (Neues Jahrbuch f. Min. usw., p. 513) stellte Zittel für einen eigentümlichen Belemnitentypus aus dem Tithon

von Stramberg in Mähren die Gattung Diploconus auf und beschrieb ihn unter dem Namen Diploconus belemnitoides[1]).

Die Struktur des Rostrums unterscheidet sich durch ihre blätterige Beschaffenheit sehr bestimmt von den typischen Belemniten, deren Rostrum aus radialen Kalkfasern aufgebaut ist. Der Phragmokon reicht fast bis zur Spitze des Rostrums, welche der Ventralseite genähert ist. Im Längsschnitt sieht man sehr deutlich, daß die das Rostrum aufbauenden Kalkschichten ungefähr die gleiche Stärke vom Embryonalrostrum angefangen bis zur letzten Schicht besitzen.

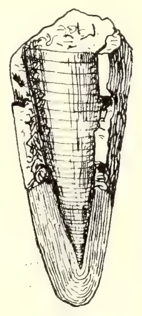




Fig. 61. Fig. 62.

Fig. 61. Rostrum von Diploconus belemnitoides, Zittel, 1868. (Nat. Gr.) — Das Rostrum ist der Länge nach aufgebrochen und zeigt das Längenverhältnis zwischen Rostrum und Phragmokon. Das Rostrum besteht aus sehr dünnen, blätterigen Kalklagen; radiale Kalkfasern fehlen. — Geologisches Alter und Fundort: tithonische Riffkalke von Stramberg (Mähren). — (Nach K. A. v. Zittel, l. c., Taf. I, Fig. 14.)

Fig. 62. Rostrum von Belemnites excavatus, Phillips, 1865. ($^1/_2$ nat. Gr.) — Längsschnitt durch das Rostrum, das nur aus einer Schicht besteht, die handschuhfingerartig den Phragmokon umfaßt. Der Hohlraum, der beim lebenden Tiere vom Phragmokon erfüllt war, ist hier von Gestein ausgefüllt. — Fundort: Lyme Regis (England). — Geologisches Alter: Oberer Teil des Unterlias. — (Nach W. Phillips, l. c., Pl. II, Fig. 4.)

Ein Längsschnitt durch das Rostrum (Fig. 61) zeigt, daß die Abrundung des Hinterendes ungefähr dasselbe Bild gibt wie bei Belemnites excavatus Phill.[2]) aus dem oberen Teile des unteren Lias von Lyme Regis in England (Fig. 62).

Das gleiche Bild des Längsschnittes geben die beiden Arten Belemnites calcar Phill.[3]) aus dem unteren Lias von Lyme Regis und Belemnites dens Simpson[4]) aus dem unteren Lias von Robin Hoods Bay in Yorkshire.

Wenn wir uns die Frage nach den verwandtschaftlichen Beziehungen der hier genannten Arten zu den „echten Belemniten" vorlegen, die in die ganz unabhängigen Stämme der Conirostriden und der Clavirostriden zerfallen, so scheiden die Clavirostriden von vornherein aus. Es bleiben somit von den „echten

1) K. A. v. Zittel: Die Cephalopoden der Stramberger Schichten. Paläontologische Mitteilungen aus dem Museum des Kgl. bayerischen Staates, Bd. II, S. 38, Taf. I, Fig. 14, Stuttgart 1868.

2) J. Phillips: A Monograph of British Belemnitidae. Monographs of the Palaeontographical Society, Pl. II, Fig. 4, London 1865.

3) Ibidem, p. 38, Pl. II, Fig. 5.

4) Ibidem, p. 39, Pl. II, Fig. 6.

Belemniten“ nur die Conirostriden zum Vergleiche übrig, aber es ist auch die Frage aufzuwerfen, ob diese vier Arten nicht den Belemnoteuthiden einzureihen sind, mit denen sie gewisse Ähnlichkeiten besitzen.

Es wäre auch möglich, daß die Ähnlichkeit zwischen Diploconus belemnitoides einerseits und Belemnites calcar, Belemnites excavatus und Belemnites dens anderseits nur eine oberflächliche ist und daß die erstgenannte Art zu einem anderen Stamme als die drei letztgenannten gehört.

Diese Vermutung kann ich nicht auf ihre Richtigkeit prüfen, da ich nur von Diploconus belemnitoides, aber nicht von den drei anderen Arten Originalexemplare untersuchen konnte. Aus den von Phillips mitgeteilten Abbildungen läßt sich zwar entnehmen, daß die Rostren von Belemnites excavatus, Belemnites dens und Belemnites calcar aus radialstrahligem Kalkspat aufgebaut sind, aber es müßten unbedingt die englischen Originale noch einmal genauer untersucht werden, was derzeit unmöglich ist[1]).

Dagegen möchte ich es für sehr wahrscheinlich halten, daß Diploconus belemnitoides nicht dem Stamme der Conirostriden, sondern dem der Belemnoteuthiden angehört.

Ob der Belemnit aus dem Weißen Jura ε mit ganz kurzem, stumpfem Rostrum, den Quenstedt in seiner „Petrefaktenkunde Deutschlands“, p. 606, Taf. XLVII, Fig. 23 abbildet und beschreibt, zu Diploconus gehört, ist fraglich. Ebenso ist die Bestimmung eines neuen Belemniten, den Raßmuß als „Diploconus (?) striatus n. sp.“ bezeichnete (Geol. u. Paläont. Abh., N. F., Bd. X, Jena 1911 bis 1912), unsicher.

---

1) E. Werner: Über die Belemniten des schwäbischen Lias und die mit ihnen verwandten Formen des Braunen Jura (Acoeli). Palaeontographica 1913, Bd. LIX, p. 103—146) führt p. 113 an, daß B. excavatus auch im Schwarzen Jura (Lias γ) von Balingen auftritt und daß B. dens im Schwarzen Jura (Lias β) von Balingen gefunden wurde.

Bei B. excavatus ist das Rostrum nach den Abbildungen von Phillips (l. c., Pl. II, Fig. 4) radialstrahlig, zeigt aber merkwürdigerweise ebensowenig übereinanderliegende Anwachsschichten wie B. calcar (ibidem, Fig. 5) und B. dens (ibidem, Fig. 6). Dagegen besitzt B. acutus nach Phillips (l. c., Pl. I, Fig. 1 S) drei übereinanderliegende Anwachsschichten des Rostrums. In der Literatur ist diese auffallende Tatsache bisher nicht erwähnt worden.

VII. Das Rostrum von Spirulirostra (Fig. 63).

Die spornartige Verlängerung des Innenskeletts von Spirulirostra wird allgemein als Rostrum bezeichnet.

Diese Bezeichnung wird aber nicht etwa nur in dem Sinne angewendet, daß damit eine gleichartige Funktion zum Ausdrucke gebracht werden soll, sondern es herrscht allgemein die Auffassung, daß das „Rostrum" von Spirulirostra dem „Rostrum" der Belemniten durchaus homolog ist. Diese Anschauung ist durchaus irrig, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird.

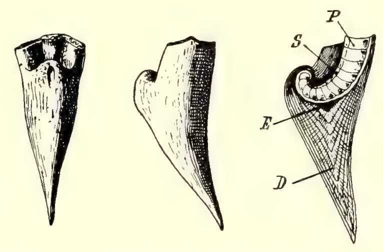


Fig. 63. Links: Ventralansicht; Mitte: Ansicht von links; rechts: Längsschnitt durch den Phragmokon und Dorn („Rostrum") von Spirulirostra Bellardii, d'Orbigny, 1842. (Etwas über nat. Gr., Gesamtlänge 21 mm.) — S = Sipho, P = Phragmokon, D = Dorn (= sogenanntes „Rostrum"), E = das „Embryonalrostrum", d. i. die älteste, auf der Dorsalseite der vierten bis sechsten Kammer des Phragmokons aufsitzende Schicht des Dorns, die hier mit schwarzer Farbe angelegt ist. — Fundort: Gegend von Turin. — Geologisches Alter: Miozän. — (Nach A. d'Orbigny, Mollusques vivants et fossiles, Pl. XV, Fig. 1, 3, 4, p. 312, Paris 1845.)

Wir wollen zunächst von der verschiedenen Form des Phragmokons ganz absehen und nur die Beziehung des Rostrums zum Phragmokon feststellen.

Während bei den „Belemniten" — sowohl bei den Conirostriden als bei den Clavirostriden — das Embryonalrostrum in der Verlängerung der Achse des Phragmokons liegt und entweder den Phragmokon in seinem unteren Teile dütenförmig umfaßt oder sich mit einer schüsselförmigen Erweiterung um die kugelige Embryonalkammer des Phragmokons legt, setzt sich das „Embryonalrostrum" von Spirulirostra als ein sehr niederer Kegel mit breiter Basis der Dorsalseite des Phragmokons an und zwar erstreckt sich die Basis dieses Rostrums über die Dorsalwand der vierten, fünften und sechsten Luftkammer, so daß die Achse dieses sehr niederen Kegels ungefähr mit dem Septum zwischen der fünften und sechsten Luftkammer zusammenfällt und dasselbe schräg durchschneidet, da die Septen nicht mit dem Krümmungsradius des Phragmokons zusammenfallen, sondern auf der Dorsalseite weiter nach vorn vorspringen, wie die von A. d'Orbigny 1845 mitgeteilte Abbildung in klarer Weise zeigt (Fig. 63).

Um dieses „Embryonalrostrum" legen sich bei weiterem Wachstum des Individuums neue Kalkschichten an, wobei das Kegelprofil des Rostrums immer spitzer wird; dabei dehnt sich die Basis des größer werdenden Rostrums über eine immer zunehmende Zahl von Luftkammern aus und erreicht schließlich auch die Anfangskammer des Phragmokons, die sie umkleidet. Die Ventralseite des Rostrums eines erwachsenen Tieres erweist sich im Sagittalschnitt als eine fast gerade Linie, während seine Achse gegen die Dorsalseite schwach konkav ausgebogen ist; noch schärfer konkav ist die Dorsalkante profiliert. Inwieweit jedoch diese Einzelheiten der Form konstant sind oder individuellen Schwankungen unterliegen, ist bisher noch nicht näher untersucht worden. Jedenfalls besteht in dem in morphologischer Hinsicht wichtigsten Merkmal, nämlich in der Entstehung des Rostrums auf der Dorsalseite des Phragmokons im Bereiche der vierten bis sechsten Luftkammer keine wesentliche Differenz zwischen den verschiedenen bisher bekannten Exemplaren.

Auf keinen Fall können die Rostren der Belemniten einerseits und von Spirulirostra anderseits morphologische Äquivalente darstellen, da sie an ganz verschiedenen Stellen des Phragmokons ihren Ursprung nehmen. Hingegen dürfen wir sie zum Teil wohl als physiologische Äquivalente betrachten, d. h. sie funktionieren gleichsinnig, sind aber keine homologen, sondern konvergente Bildungen.

Mit dieser Feststellung ist es unmöglich geworden, die Gattung Spirulirostra von den Belemniten abzuleiten.

Sowerby hat 1828 einen dürftigen Rest einer mit Spirulirostra Bellardii verwandten Form aus dem London Clay (Untereozän) von Highgate Archway in England als Beloptera anomala beschrieben. Später hat Edwards denselben Rest Belemnosis plicata genannt. Der Rest besteht aus einem schwach gekrümmten Phragmokon, von dessen Seitenrändern laterale Fortsätze vorspringen, die an die lateralen Leisten von Belopterina erinnern. Besonders auffallend ist eine ventroterminal gelegene Öffnung, welche immer als das bemerkenswerteste Kennzeichen von Beloptera anomala gegolten hat.

Schon Quenstedt hat 1849 darauf hingewiesen[1]), daß dieser Rest in die Verwandtschaft von Spirulirostra zu gehören scheint. Erst F. A. Bather[2]) hat jedoch erkannt, daß es sich bei diesem Reste aus dem Londonton von Highgate Archway um nichts anderes zu handeln scheint als um ein stark abgerolltes Innenskelett einer Spirulirostra, dessen Rostrum und Embryonalwindungen zerstört worden sind; die von Newton und Harris 1894 mitgeteilten neuen Abbildungen lassen diese Deutung Bathers als zweifellos richtig erscheinen.

Damit ist der Nachweis geliefert, daß die Gattung Spirulirostra zum erstenmal im Untereozän erscheint und im unteren Miozän wieder verschwindet[3]).

Die von M. Canavari[4]) aus dem Untermiozän beschriebene Gattung Spirulirostrina soll zwar „orecchiette rostrali" besitzen, aber die von Canavari als „Reste" bzw. Äquivalente des Rostrums betrachteten ventrolateralen Flügel im hinteren Abschnitte des Phragmokons haben mit dem „Rostrum" von Spirulirostra ebensowenig etwas zu tun als mit dem Dorn der Sepien oder gar mit dem Rostrum der Belemniten; sie sind wahrscheinlich als physiologische Äquivalente der Lateralflügel von Beloptera oder Vasseuria anzusehen, nämlich als Stützpunkte für die beiden Terminalflossen[5]).

---

1) F. A. Quenstedt: Petrefaktenkunde Deutschlands. Die Cephalopoden, p. 473, Tübingen 1849.

2) R. Bullen Newton and Geo. F. Harris: A Revision of the British Eocene Cephalopoda. Proc. Malacolog. Soc., Vol. I, p. 124, London 1894.

3) Eine unteroligozäne Art ist Spirulirostra Szainochae Wojcik aus den Clavulina-Szaboi-Schichten von Kruhel-Maly bei Przemysl. K. Wojcik: Die unteroligozäne Fauna von Kruhel-Maly bei Przemysl. Die Clavulina-Szaboi-Schichten. I. Teil. Die Foraminiferen und Mollusken. Bull. Acad. Sci. Cracovie. Dezember 1903, p. 796. — Spirulirostra ist auch im Oligozän Westfalens gefunden worden.

4) M. Canavari: Note di Malacologia fossile. II. Spirulirostrina Lovisatoi n. g. et spec. di Cefalopodo raccolto nel terziario di Sardegna, spettante al gruppo Phragmophora Fisch. Bull. Soc. Mal. Ital., 1892, Vol. XVI, p. 65.

Die gekammerte Schale ist beim jungen Tiere, wie aus der Reihenfolge der Kammern hervorgeht, gemshornartig eingerollt, streckt sich aber später und erinnert in der Art der Krümmung des Phragmokons sehr an Spirulirostra Bellardii aus dem Untermiozän von Turin.

5) Von der physiologischen Bedeutung dieses Innenskeletts wird noch später die Rede sein.

VIII. Das Rostrum von Belosepia (Fig. 64).

Aus dem Eozän Europas sind Schalenreste einer dibranchiaten Cephalopodengattung bekannt geworden, die wegen zahlreicher struktureller Übereinstimmungen mit der seit dem oberen Eozän (Bartonien) bekannten und heute weit verbreiteten Gattung Sepia den Namen Belosepia erhielt.

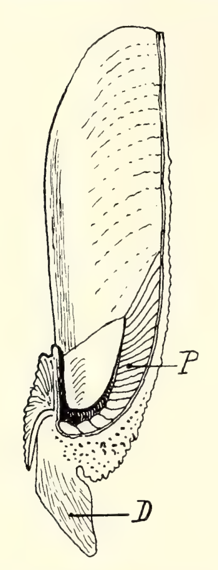


Fig. 64. Längsschnitt durch den Schulp von Belosepia Blainvillei, Deshayes. (Nat. Gr.) — *P* = Phragmokon, *D* = Dorn („Rostrum"). Dieser Dorn ist weder dem Rostrum der Conirostriden, noch dem der Clavirostriden, Aulacoceratiden, Belemnoteuthiden und Spiruliden homolog, sondern gänzlich verschiedenen Ursprungs. — Eozän Frankreichs (mittlerer Meeressand). — (Nach Munier-Chalmas, aus K. A. v. Zittel, Handbuch der Paläozoologie, Bd. II, Fig. 707.)

Nach den Untersuchungen von Munier-Chalmas endigte die Schale von Belosepia Blainvillei Desh. mit einem dorsalwärts gekrümmten und verhältnismäßig dicken, kurzen Sporn, der jedoch nicht wie bei Spirulirostra der Dorsalseite der vierten bis sechsten Luftkammer, sondern der Embryonalkammer aufsitzt.

Obwohl somit in diesem Punkte eine Übereinstimmung zwischen Belosepia und den Belemniten bestehen würde, so kann dennoch von einer direkten Verknüpfung der beiden Gruppen aus folgenden Gründen keine Rede sein.

Während bei allen Belemniten das Embryonalrostrum in die Achsenverlängerung des Phragmokons fällt, schließt die Spornachse von Belosepia mit den beiden ersten Luftkammern des Phragmokons einen nach hinten und oben offenen Winkel von ungefähr 75° ein. Diese Verhältnisse sowie die starke Krümmung des Phragmokons — der aber nicht die gemshornartige Gestalt wie bei Spirulirostra besitzt, sondern in der Krümmung eher an Cyrtoceras erinnert — lassen es unmöglich erscheinen, Belosepia von den Belemniten abzuleiten.

Keinesfalls macht der Sporn von Belosepia den Eindruck einer rudimentären Bildung; wir haben keinen Grund für die Annahme, daß er nicht in Funktion gestanden ist und zwar ist diese Funktion höchstwahrscheinlich dieselbe gewesen, wie bei der Gattung Spirulirostra, nämlich die eines Pfluges durch Tangwälder oder weichen Meeresschlamm.

Es liegt also auch zwischen dem Sporn von Belosepia und dem Rostrum der Belemniten keine Homologie, sondern nur eine Analogie vor; ebensowenig wie Spirulirostra kann Belosepia auf die Belemniten zurückgeführt werden.

IX. Das Rostrum von Sepia.

Obwohl der „Schulp" der lebenden Gattung Sepia schon frühzeitig die Aufmerksamkeit der Zoologen erweckt hat, so ist doch erst durch A. Appelloef 1893 die Struktur und der Aufbau desselben eingehender untersucht worden[1]).

A. Appelloef hat gezeigt, daß sich die Chitinlamellen, aus denen sich die Rückenplatte des Sepienschulps aufbaut, unmittelbar in die Lamellen des Rostrums fortsetzen[2]). Das Wachstum erfolgt durch Apposition neuer Chitinlagen auf der Oberseite der Schale, so daß die jüngeren Lamellen die jeweils älteren dütenförmig umfassen, wie dies zuerst von Riefstahl 1886 richtig erkannt worden ist[3]). Diese Chitindüten verkalken zuerst im Bereiche des Rostrums, so daß dieses an seiner Basis von einer unverkalkten Chitinschicht, der sogenannten „Dornhülle", umgeben ist.

Ein Längsschnitt durch das „Rostrum" zeigt einerseits die zur Oberfläche parallel verlaufenden Anwachsstreifen, anderseits die von der Achse des Rostrums gegen dessen Peripherie verlaufenden feinen Querstreifen, welche die Achsenstellung der Kalkprismen anzeigen. Im Querschnitt erscheinen die nacheinander entstandenen Lagen als konzentrische Ringe, während die Kalkprismen radiär gegen die Peripherie ausstrahlen.

Während der kegelförmige Hauptteil des Rostrums einen verhältnismäßig regelmäßigen Aufbau und eine gleichmäßige Ablagerung der Kalkschichten zeigt, verkalkt der unmittelbar an die Rückenplatte grenzende Teil des Rostrums nur unregelmäßig; diese Verhältnisse erinnern auffallend an die Struktur des Rostrums von Belosepia, wie die von Munier-Chalmas mitgeteilte Abbildung eines Längsschnittes durch das hintere Schalenende von Belosepia Blainvillei Desh. erkennen läßt.

---

1) A. Appelloef: Die Schalen von Sepia, Spirula und Nautilus. Kongl. Svenska Vetenkaps-Akademiens Handlingar 1893, Bandet XXV, No. 7.

2) A. Appelloef: l. c., p. 18—19, Taf. III, Fig. 1.

3) E. Riefstahl: Die Sepienschale und ihre Beziehungen zu den Belemniten. Paläontographica 1886, Bd. XXXII, p. 201.

Daß das Rostrum oder der Dorn der Sepienschale dem Rostrum von Belosepia homolog ist, kann kaum zweifelhaft sein. Aus diesem Grunde muß auch für das Rostrum von Sepia dasselbe gelten, was schon bei der Erörterung von Belosepia gesagt wurde.

Schwieriger ist die Beantwortung der Frage, ob der Dorn des Sepienschulps als eine rudimentäre oder als eine orimentäre Bildung anzusehen ist.

Hierbei fällt ja wohl ins Gewicht, daß das Rostrum von Belosepia relativ größer ist als jenes von Sepia; die schwankende Ausbildung des Rostrums bei den verschiedenen Arten der Gattung Sepia kann jedoch ebensowohl als ein Kennzeichen rudimentären Verhaltens wie als ein Beweis für den orimentären Charakter des Sepiendorns angesehen werden.

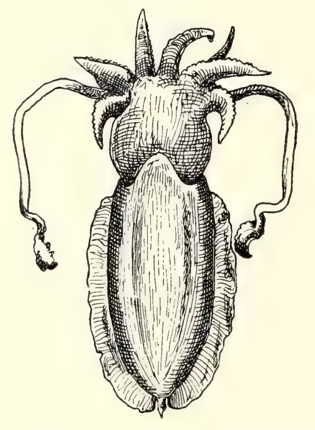


Fig. 65. Beispiel eines Tintenfisches mit frei vorspringendem Dorn: Sepia Orbignyana, Férussac. ($^1/_2$ nat. Gr.) — Fundort: Golf von Neapel. — (Nach G. Jatta, l. c., 1896, Tav. XVI, Fig. 17.)

Hingegen erscheint mir für die Beurteilung des rudimentären oder orimentären Charakters des Sepiendorns als entscheidend, daß das Rostrum von Sepia officinalis während des ganzen Lebens beständig an Länge, Größe und Stärke zunimmt und erst im Alter den Mantel durchbricht[1]).

Dazu kommt, daß bei alten, aber niemals bei jungen Individuen von Sepia officinalis der Dorn sehr häufig abgewetzt ist. Diese Abnützung zeigt, daß der Dorn beim Eingraben in den Bodenschlamm oder vielleicht beim Durchpflügen der Algenwälder und Zosterawiesen abgerieben worden sein muß. Das alles sind nicht die Kennzeichen eines funktionslosen, rudimentären Organs, sondern im Gegenteil ein Beweis dafür, daß der Sepiendorn eine im Entstehen begriffene, orimentäre Bildung ist.

---

1) Besonders weit springt der Dorn bei Sepia rostrata d'Orbigny und bei Sepia aculeata van Haß nach hinten aus dem Mantel vor; weniger stark bei Sepia vermiculata, S. Orbignyana (Fig. 65), S. Rappiana und S. australis; dagegen fehlt z. B. das Rostrum bei Sepia elegans vollständig.

Wäre das Gegenteil der Fall, so würde das Wachstum des Dornes im Alter aufhören; der Dorn müßte in der Jugend frei aus dem Mantel vorragen und im Alter vom Mantel umhüllt werden. Daß die orimentäre Natur des Sepiendorns nicht früher erkannt worden ist, scheint mir vor allem dadurch begründet, daß minutiale Bildungen in der Regel ohne weiteres als Rudimente betrachtet werden[1]).

III. Wird das Gewicht des Belemnitenrostrums durch den Gasbehälter des Phragmokons ausgeglichen?

I. Die bisherigen Ansichten.

Wie sich die Ansichten über die allgemeine Lebensweise der Belemniten schroff gegenüberstehen, so ist dies auch mit den Anschauungen über die physiologische Bedeutung des Rostrums als „Beschwerer" oder als „Wasserteiler" des Körpers der Fall, eine Frage, die ja mit den verschiedenen Theorien über die Lebensweise der Belemniten in engstem Zusammenhange steht.

In früherer Zeit hielt man allgemein daran fest, daß das Gewicht des mitunter sehr schweren und relativ großen Rostrums durch den Auftrieb der Luftkammern des Phragmokons vollständig ausgeglichen werde, so daß das Gewicht des Rostrums keine Behinderung für die freie Schwimmfähigkeit des Tieres bildete. Als die hervorragendsten Vertreter dieser Anschauungen seien Férussac, d'Orbigny und F. A. Quenstedt genannt.

Erst O. Jaekel hat mit Entschiedenheit die Ansicht verfochten, daß das Gewicht des Rostrums viel zu groß sei, um durch den gaserfüllten Phragmokon ausgeglichen werden zu können und

1) Wir wissen viel zu wenig über die Lebensweise der verschiedenen Arten, als daß wir den Sepiendorn als „eine funktionslose Bildung" bezeichnen dürften. Genaueres wissen wir nur über die Lebensweise von Sepia officinalis und auch bei dieser Art sind noch manche Fragen unbeantwortet, welche die Lebensweise betreffen.

G. Jatta (I Cefalopodi viventi nel Golfo di Napoli. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, XXIII. Monographie, p. 27, Berlin 1896) sagt über den Sepiendorn folgendes (worin ich ihm aber nicht beipflichten kann, soweit dies die Beurteilung des „rudimentären" Verhaltens betrifft):

„Alla estremita del cono vi e una spina la quale e piu o meno lunga secondo e solamente in alcune manca nell' adulto."

„Si chiama rostro e puo essere dritto ed alquanto incurvato; e sempre piu sviluppato nei nicchi giovani, mentre nei vecchi si trova ridotto, almeno se si considera rispetto allo sviluppo preso dalle altre parti."

daß die Belemniten durch das Gewicht ihres Rostrums auf dem Meeresboden festgehalten worden sein müßten.

Nach der Vorstellung O. Jaekels verharrten die Belemniten vorwiegend in unbeweglicher Stellung mit senkrecht stehender Körperachse auf dem Meeresboden und waren mit der beschwerten Körperspitze in den Schlamm leicht eingesenkt. Das bedeutende Gewicht des Rostrums gestattete den Tieren nur ein langsames Kriechen auf dem Meeresgrunde, gelegentlich wohl auch ein Zurückschwimmen.

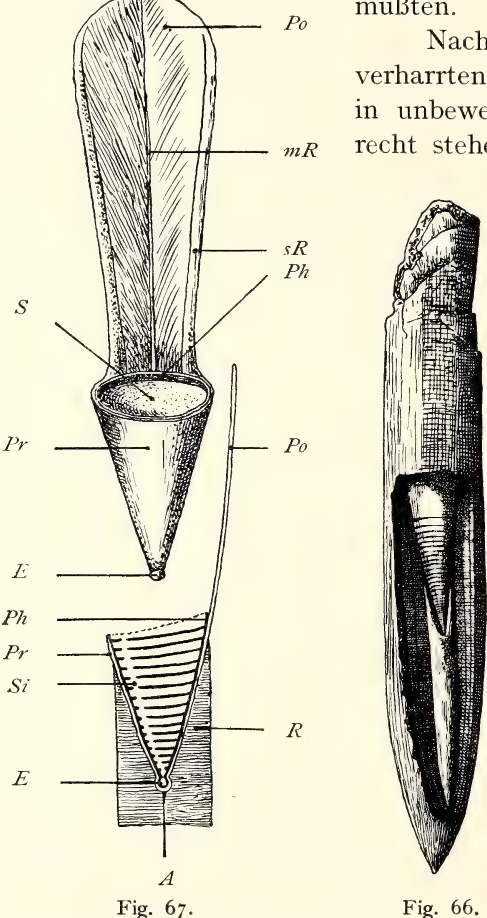


Fig. 67. Fig. 66.

Fig. 66. Das Verhältnis von Phragmokon und Rostrum bei Belemnites excentricus. — Das Rostrum ist in seinem unteren Teile aufgebrochen. — Oxfordien Englands. — (Aus Quenstedt, Cephalopoden, l. c., 1849, Taf. XXVII, Fig, 5a, p. 426.)

Fig. 67. Das Verhältnis von Phragmokon und Proostracum bei einem Belemniten aus dem oberen Lias von Alderton in Gloucestershire, England. — Oben: Ventralansicht von Proostracum und Phragmokon. — Unten: Längsschnitt durch Proostracum, Phragmokon und den oberen Teil des Rostrums. *Po* = Proostracum, *mR* = Mittelrippe desselben, *sR* = Seitenrand desselben, *Pr* = Phragmokon, *Ph* = Wand des Phragmokons, *S* = Septum, *Si* = Sipho, *E* = Embryonalblase, *R* = Rostrum, *A* = Apikallinie. — (Nach G. C. Crick, Proc. Malac. Soc. London, Vol. II, 1896—1897, Pl. II, Fig. 3—4.)

H. Menzel, M. Blanckenhorn und E. Fraas vertraten die Ansicht, daß die Belemniten nur mit vertikal stehender Körperachse auf und ab tauchen und in derselben Stellung schweben konnten. M. Blanckenhorn hat sogar die Annahme einer horizontalen Achsenlage des Belemnitenkörpers als „aus mechanischen Gründen absurd" bezeichnet.

In früherer Zeit war man allgemein der Ansicht, daß die Belemniten mit horizontal gestellter Körperachse

schwammen, also gastronektonische und nicht hypsonektonische Schwimmer waren.

Der Kernpunkt der ganzen Frage liegt, wie mir scheint, in der Beurteilung der physiologischen Bedeutung des Phragmokons. O. Jaekel, der auch die Orthoceren als sessile Formen ansah, erwähnt die hydrostatische Bedeutung der Gaskammern des Phragmokons gar nicht; H. Menzel und E. von Stromer haben dagegen die hydrostatische Bedeutung dieses Organs ausdrücklich betont.

Bei den verhältnismäßig sehr einfachen Formen von Rostrum und Phragmokon läßt sich die Frage, ob der Gasbehälter des Phragmokons das Gewicht des Rostrums aufzuheben imstande war, auf mathematischem Wege beantworten. Mein Freund F. Hafferl hat über meine Bitte diese Rechnung durchgeführt, wofür ich ihm sehr zu Dank verpflichtet bin. Ich lasse seine Ausführungen hier folgen:

II. Über die Schwimmfähigkeit der Belemniten.

Von Ing. **Franz Hafferl.**

„Ein unter Wasser lebendes Tier kann sich dann mit dem geringsten Aufwand von Muskelkraft bewegen, wenn sein Auftrieb gleich Null ist, d. h. wenn das von seinem Körper verdrängte Wasser ebensoviel wiegt als der Körper selbst. Ist dies der Fall, so schwebt das Tier in jeder beliebigen Lage frei im Wasser.

Der Körper eines lebenden Mollusken hat fast genau das Gewicht des umgebenden Wassers und schwebt daher an und für sich, kann also in der folgenden Überlegung ganz vernachlässigt werden.

Anders verhält es sich mit den kalkigen Skelettbildungen, die bei den Belemniten aus dem Rostrum, dem Phragmokon und dem Proostracum bestehen. Das letztere ist so außerordentlich zart, daß es bei der Gewichtsberechnung des Innenskeletts keine nennenswerte Rolle spielt; der Phragmokon besteht aus zahlreichen lufterfüllten Kammern und nur das Rostrum ist aus radialfaserigem Kalkspat aufgebaut, für welchen das spezifische Gewicht von rund 2,7 anzunehmen ist.

Bei den Belemnitenarten, die ein großes Rostrum besitzen, würde daher das Gewicht desselben das Tier zu Boden gezogen haben, wenn nicht das durch das hohe spezifische Gewicht des Rostrums geschaffene Übergewicht des Körpers in irgendeiner Weise kompensiert worden wäre.

In früherer Zeit ist allgemein angenommen worden, daß das Gewicht des Rostrums durch den lufterfüllten Phragmokon vollständig ausgeglichen wurde. Erst O. Jaekel vertrat die Ansicht, daß das Gewicht des Rostrums viel zu groß gewesen sei, um den Belemniten eine nektonische Lebensweise zu gestatten.

Prof. O. Abel hat die Frage aufgeworfen, welche Größe der lufterfüllte Phragmokon besessen haben muß, um das Übergewicht des Rostrums aufzuheben und so dem Belemnitentiere die volle Schwimmfreiheit zu gestatten.

Der Einfachheit halber soll die Gestalt des Rostrums als ein gerader Zylinder mit einem terminal angesetzten geraden Kegel betrachtet werden. Der Längenschnitt des Rostrums erscheint dann als ein Rechteck mit unten angesetztem, gleichschenkeligem Dreieck. Auch der Phragmokon wird als gerader Kegel betrachtet und das Gewicht der Konothek und der Septen, sowie dasjenige der eingeschlossenen Luft vernachlässigt.

Fig. 68.

Fig. 69.

Fig. 68. Belemnites elongatus. (Nach F. A. Quenstedt, l. c., 1849, Taf. XXVI, Fig. 3.) — Umriß für die Rechnung schematisiert. Maße in Millimetern.

Fig. 69. Schema für die Berechnung des Gewichtsverhältnisses von Phragmokon und Rostrum eines Belemniten.

Bezeichnet in Fig. 69 d den Durchmesser des Zylinders (gleichzeitig den Durchmesser des terminalen Kegels und des Phragmokons an der Stelle, wo es frei aus dem Rostrum austritt); ist weiter c·d die Länge des Rostrumzylinders, k·d die Höhe des Rostrumkegels, p·d die Höhe des im Rostrum steckenden Teiles des Phragmokonkegels, endlich x die Höhe desjenigen Phragmokonkegels, der den Auftrieb von Rostrum und Phragmokon zusammen auf den Wert Null bringt, so besteht für den oberen Durchmesser D des Phragmokonkegels das Verhältnis:

$$D:d = x:p \cdot d$$

$$D = \frac{x}{p}$$

Der Rauminhalt des Rostrums ist:

$$R = \frac{d^2\pi}{4} \cdot c \cdot d - \frac{d^2\pi \cdot p \cdot d}{12} + \frac{d^2\pi \cdot k \cdot d}{12}$$

der Rauminhalt des Phragmokons:

$$P = \frac{D^2\pi \cdot x}{12} = \frac{\left(\frac{x}{p}\right)^2 \pi \cdot x}{12}$$

Das spezifische Gewicht des Rostrums ist, wie erwähnt, 2·7, dasjenige des Phragmokons wurde vernachlässigt, es muß also, damit der Auftrieb = 0 wird

$$2{\cdot}7\ R = R + P$$
$$P = 1{\cdot}7\ R$$

also:

$$\frac{\left(\frac{x}{p}\right)^2 \pi \cdot x}{12} = 1{\cdot}7 \left(\frac{d^2\pi \cdot c \cdot d}{4} - \frac{d^2\pi \cdot p \cdot d}{12} + \frac{d^2\pi \cdot k \cdot d}{12} \right)$$

$$x^3 = 1{\cdot}7\, d^3 p^2 (3\,c - p + k)$$

$$x = d \sqrt[3]{1{\cdot}7 \cdot p^2 \cdot (3\,c - p + k)}$$

woraus

$$x = 1{\cdot}1935 \cdot d \sqrt[3]{p^2 (3\,c - p + k)}$$

Untersucht man nach dieser Formel den in F. A. Quenstedts ‚Cephalopoden' (Taf. XXIV, Fig. 3) abgebildeten Belemnites elongatus (vgl. beistehende Fig. 68) mit vollständig erhaltenem Phragmokon, so ist für denselben:
$d = 13{\cdot}0$; $c = 5{\cdot}462$; $p = 3{\cdot}615$; $k = 1{\cdot}462$, woraus die zum „Schweben" erforderliche Höhe des Phragmokons $x = 88{\cdot}6$ mm.

Der Phragmokon hat aber tatsächlich eine Höhe von 142 mm. Das Tier hätte daher, vorausgesetzt, daß der Phragmokon stets ganz mit Luft gefüllt gewesen wäre, einen Auftrieb von rund 45 g bei einem Gewicht des Rostrums von 22 g gehabt; es wäre somit unbedingt an der Oberfläche des Wassers geschwommen.

Ein ausschließlicher Oberflächenbewohner des Meeres ist jedoch dieses Tier kaum gewesen, dagegen spricht schon seine ganze

Bauart; ebensowenig dürften es die übrigen Belemniten gewesen sein. Vielmehr darf angenommen werden, daß die Belemniten imstande waren, ihr spezifisches Gewicht beliebig zu regulieren, wenn sie emporsteigen oder in die Tiefe tauchen wollten.

Wenn auch durch Einziehen der Arme und Zurückziehen des Kopfes in den Mantel eine Verminderung des Volumens und somit eine Vermehrung des spezifischen Gewichtes ermöglicht war, so genügte diese zum mindesten bei Belemnites elongatus keinesfalls, um bei luftgefülltem Phragmokon ein Untersinken zu bewirken; es scheint mir daher wahrscheinlich, daß die Belemniten imstande waren, die Luftkammern des Phragmokons nach Belieben mit Wasser oder Luft zu füllen, um auf- oder niedertauchen zu können."

IV. Die Ermittlung der Lebensweise der fossilen Dibranchiaten.

A. Konvergente Körperformen bei fossilen und lebenden Dibranchiaten.

Im ersten Abschnitte dieser Arbeit haben wir uns ausführlich mit der Frage beschäftigt, welche Körperformen bei den lebenden Dibranchiaten auftreten und in welcher Beziehung dieselben zur Lebensweise stehen. Es ist nunmehr unsere Aufgabe, zu untersuchen, ob unter den fossilen Dibranchiaten ähnliche Körperformen wie bei den lebenden anzutreffen sind.

Unter den fossilen Dibranchiaten spielen die Belemniten unstreitig die weitaus bedeutendste Rolle. Zum Teil mag freilich das Überwiegen der Belemnitenarten im Vergleiche mit den anderen Dibranchiaten der mesozoischen Epoche darauf zurückzuführen sein, daß die massiven Rostren der Zerstörung im Verlaufe des Fossilisationsprozesses einen viel wirksameren Widerstand entgegensetzen konnten als jene Typen, deren Innenskelett zart war und daher leichter zugrunde gehen konnte als die aus radialstrahligem Kalkspat aufgebauten „Donnerkeile". Dieses prozentuelle Überwiegen der Belemniten über die anderen fossilen Dibranchiaten beruht ja zum großen Teil in der Tat auf der größeren Widerstandsfähigkeit der Rostren, darf aber nicht aus ihr allein erklärt werden. Die enorme Häufigkeit der Donnerkeile in der Juraformation ist wohl nur durch die massenhafte Verbreitung der Belemniten zu dieser Zeit zu erklären, die auch noch in der unteren Kreide anhielt;

in der oberen Kreide werden die Belemniten zusehends seltener, bis der ganze Stamm mit den Belopteridengattungen Belopterina, Beloptera und Vasseuria im Alttertiär (Untereozän und Mitteleozän Frankreichs, Belgiens, Englands und Oberitaliens) erlischt.

Bei der überwiegenden Bedeutung der Belemniten unter den fossilen Dibranchiaten wollen wir also zunächst die Frage erörtern, ob sich zwischen ihnen und den lebenden Dibranchiaten konvergente Anpassungen nachweisen lassen, um auf diesem Wege zu einem Aufschlusse über die Lebensweise der Belemniten zu gelangen.

Von der Hauptmasse der Belemniten sind für uns nur die Rostren und die Anfangskammern des Phragmokons, von einer geringen Artenzahl die vollständigen Phragmokone, von sehr wenigen auch das Proostracum und nur von drei bis vier Arten auch der Abdruck der sechs hakenbesetzten Arme und des Mantels bekannt. Aus diesen überaus seltenen Resten läßt sich aber doch schon ein Bild von der allgemeinen Körperform des Belemnitentieres gewinnen und somit der Anpassungstypus ermitteln, der bei den Belemniten vertreten ist.

Diese Beziehungen zwischen den erhaltenen Weichteilen und dem Innenskelett bei den am vollständigsten erhaltenen Exemplaren jurassischer Belemniten ermöglichen es uns, auch für jene Belemniten, von denen nur die Elemente des Innenskeletts erhalten geblieben sind, die Umrisse des Mantels zu rekonstruieren. Diese Rekonstruktionen führen uns zu der Erkenntnis, daß die allgemeine Körperform der Belemniten keine gleichartige war, sondern in ziemlich weiten Grenzen schwankte.

Die überwiegende Mehrzahl der Belemniten hat einen schlanken, langgestreckten, kegelförmigen bis torpedoförmigen Mantel besessen, der in eine scharfe, terminale Spitze auslief. Wenn aber auch diese Körperform die Regel bildete, so begegnen wir doch auch Typen, bei denen der Mantel in eine sehr stumpfe, abgerundete Spitze endete, wie dies z. B. für Diploconus belemnitoides aus dem Tithon von Stramberg in Mähren angenommen werden muß und es treten uns als ein anderes Extrem außerordentlich verlängerte, sehr schlanke Typen wie Xiphoteuthis elongata aus dem unteren Lias von Charmouth in England entgegen. Auch Cuspiteuthis acuarius hat im erwachsenen Zustand eine extrem verlängerte, sehr schlanke Körperform. Bei der Gruppe der „hastaten" Belemniten läuft

das Körperende in eine lange, schlanke Keule aus, wie uns z. B. Belemnites hastatus oder Belemnites semisulcatus zeigt.

Die ethologische Analyse der Körperformen der lebenden Dibranchiaten hat uns gelehrt, daß die allgemeine Körperform mit der Flossenlage und Flossenform in innigstem Zusammenhange steht. Kennen wir also die allgemeine Körperform der Belemniten, so sind wir imstande, auch die Lage der Flossen und ihre Form mit einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit zu rekonstruieren.

Die torpediformen, schnellen Hochseedibranchiaten besitzen ausnahmslos rhomboidale bis deltoidale Terminalflossen, aber niemals laterale Flossensäume oder schaufelförmige Lateralflossen oder ovale bis kreisförmige Infraterminalflossen oder überdies noch schmale, saumartige Terminalflossen. Ebenso ist trotz großer Verschiedenheiten im einzelnen auch die relative Flossengröße der Terminalflossen bei den torpediformen Hochseedibranchiaten begrenzt und geht über einen bestimmten Betrag nicht hinaus.

Bei der Rekonstruktion des Belemnitentieres sind wir gezwungen, uns an diese Ergebnisse zu halten. Wir dürfen nicht, wie das bisher mitunter geschehen ist, den torpediformen fossilen Dibranchiaten laterale Flossensäume zuschreiben, wie die verfehlten Rekonstruktionsversuche von Belemnoteuthis antiqua aus dem englischen Ornatenton zeigen, in denen einem sehr schlanken, torpediformen Mantel schmale Lateralflossen angefügt worden sind. Der im Verlaufe des Fossilisationsprozesses dorsoventral breitgedrückte und zerquetschte Mantel hat zu dieser irrigen Annahme geführt.

Die lebenden torpediformen Hochseedibranchiaten lassen deutlich erkennen, daß die Terminalflossen nicht lateral oder ventral dem Mantel angesetzt sind, sondern daß sie fast ausnahmslos auf der dorsalen Seite ihren Ursprung nehmen. Wir müssen also auch für die fossilen Dibranchiaten mit torpediformer Mantelgestalt die gleiche Art des Flossenansatzes annehmen.

Sind wir somit durch die ethologische Analyse der lebenden Dibranchiaten zu der Annahme gezwungen worden, daß die torpediformen Belemniten eine von der Dorsalseite des Mantels entspringende Terminalflosse besessen haben müssen, so gewinnt nunmehr das Vorhandensein der seit langem bekannten und immer falsch gedeuteten ,,Dorsolateralfurchen" vieler Belemnitenrostren eine besondere Wichtigkeit. Es ist kaum möglich, diese Furchen anders zu deuten, als daß sie die Ansatzstellen der

beiden, wahrscheinlich auf der Dorsalseite des Mantels miteinander verwachsenen Terminalflossen sind[1]).

Daraus ergibt sich, daß alle bisherigen Rekonstruktionsversuche des Belemnitentieres gänzlich verfehlt sind, soweit sie das Vorhandensein vertikaler Flossen (W. Deecke, 1913) oder lateraler Flossensäume annehmen, wie dies in den älteren Darstellungen von Th. H. Huxley, R. Owen, F. A. Quenstedt u. a. oder in den neueren Versuchen von E. Fraas u. a. der Fall ist. Keine einzige der bisherigen Rekonstruktionen bringt diejenige Form und Stellung der Flossen zum Ausdrucke, welche aus ethologischen Gründen allein für die torpediformen Belemniten angenommen werden kann.

Wenn wir die Dorsolateralfurchen der Belemnitenrostren mit den Ansatzstellen der Terminalflossen in Verbindung bringen, so muß die Frage aufgeworfen werden, welche Bedeutung den mitunter stark vertieften Ventralfurchen zukommt, die an vielen Rostren zu beobachten ist und schon seit langem mit der allgemeinen Form der Rostren in Verbindung gebracht worden ist, ohne daß jedoch bisher der Versuch gemacht worden wäre, diese Furchen mit den ventral angesetzten Terminalflossen in Verbindung zu bringen, die bei einigen lebenden Dibranchiaten zu beobachten sind. Diese ventral angesetzten Flossen oder Hautsäume sind nur bei den extrem verlängerten Typen (Chirothauma imperator, Chirothauma macrosoma, Grimalditeuthis Bonplandi) unter den lebenden Oegopsiden

---

1) W. Deecke hat 1913 die Ansicht zu begründen versucht, daß die Ventralfurche der hastaten Belemniten als Ansatzstelle einer ventral gelegenen, medianen und vertikalen Flosse diente, während die Belemnoteuthiden nur eine kurze mediane und gleichfalls vertikal stehende Dorsalflosse besessen haben sollen, welche nach Deeckes Ansicht entweder nur die Aufgabe hatte, die Drehung des Tieres um seine Körperachse zu verhindern oder vielleicht imstande war, selbst „schlangenförmige Wellenbewegungen" auszuführen.

Diese Annahme steht mit allem in Widerspruch, was wir von der Beziehung zwischen Körpergestalt und Lebensweise schwimmender Tiere wissen. Da die Belemniten wie alle Cephalopoden vorwiegend nach hinten und nicht nach vorn schwammen, so würde eine derartige Vertikalflosse am Vorderende des Körpers aus mechanischen Gründen verständlich sein, niemals aber am Hinterende des Belemnitenkörpers, der ja mit dem Rostrumende voran das Wasser durchschneiden mußte, wenn es sich um schnelle Flucht handelte. Die Widerlegung der Ansicht Deeckes ergibt sich von selbst aus dem ersten Teile dieser Abhandlung, so daß ich hier nicht mehr auf Einzelheiten einzugehen brauche.

W. Deecke: Paläontologische Betrachtungen. — I. Über Cephalopoden. XXXV. Beilageband zum Neuen Jahrb. f. Mineral. usw. 1913, p. 260—262.

beobachtet worden. Es sind das jene Typen, bei denen die ursprünglich terminal stehenden Flossen durch die spießartige Verlängerung des Körperendes zu infraterminalen Flossen geworden sind, die aber noch immer an der Dorsalseite des Mantels angeheftet sind, während die terminalen Flossensäume oder Flossen eine spätere Neuerwerbung dieser Typen darstellen.

Ist es richtig, daß die Dorsolateralfurchen den Ansatzstellen dorsolateraler Flossen und die ventrale Furche der Ansatzstelle ventraler Säume entsprechen, so müssen wir für eine Reihe von Belemniten das Vorhandensein dorsolateraler und ventraler Flossen annehmen. Eine derartige Kombination von zwei Dorsolateralfurchen und einer medianen Ventralfurche ist am schärfsten bei der Gruppe der „hastaten" Belemniten ausgeprägt. Das ist aber gerade jene Gruppe der Belemniten, deren Rostrum eine ausgesprochene Keulenform zeigt (Fig. 48, 72) und in überraschender Weise dem Körperende der lebenden Oegopsidengattung Chirothauma gleicht, bei welcher dorsolaterale Infraterminalflossen neben ventrolateralen Hautsäumen ausgebildet sind (Fig. 70 und 71).

Wir werden daher kaum fehlgehen, wenn wir die lebende Gattung Chirothauma und die Gruppe der „hastaten" Belemniten als die Vertreter eines und desselben Anpassungstypus ansprechen und für die hastaten Belemniten dieselbe Lebensweise wie für Chirothauma annehmen.

Nicht alle Belemniten mit langgestreckten, schlanken Rostren dürfen in derselben Weise wie die „clavaten" und „hastaten" Belemniten rekonstruiert werden. So hat z. B. Cuspiteuthis acuarius ein außerordentlich schlankes und langes Rostrum, aber die Dorsolateralfurchen fehlen diesen Rostren ebenso wie die Ventralfurche, so daß wir keinen Anhaltspunkt für die Annahme von Flossen bei diesen Formen besitzen. Aus diesem Fehlen der Furchen darf aber nicht auf das Fehlen einer paarigen Flosse geschlossen werden. Wenn auch Cuspiteuthis acuarius jedenfalls keine ventrolateralen Hautsäume wie die hastaten Belemniten besessen hat — wenigstens sind keine Furchen vorhanden, die eine solche Annahme rechtfertigen würden — so kann doch die Ansatzstelle der Flossen so weit vorne gelegen gewesen sein, daß infolge dieser Lage keine Eindrücke auf dem Rostrum vorhanden sind. Diese Möglichkeit ist zwar nicht für die rein torpediformen Typen gegeben, aber für die-

jenigen Belemniten, deren Rostrum stark verlängert ist, wie z. B. bei Cuspiteuthis acuarius. Die Falten an der Spitze des Rostrums

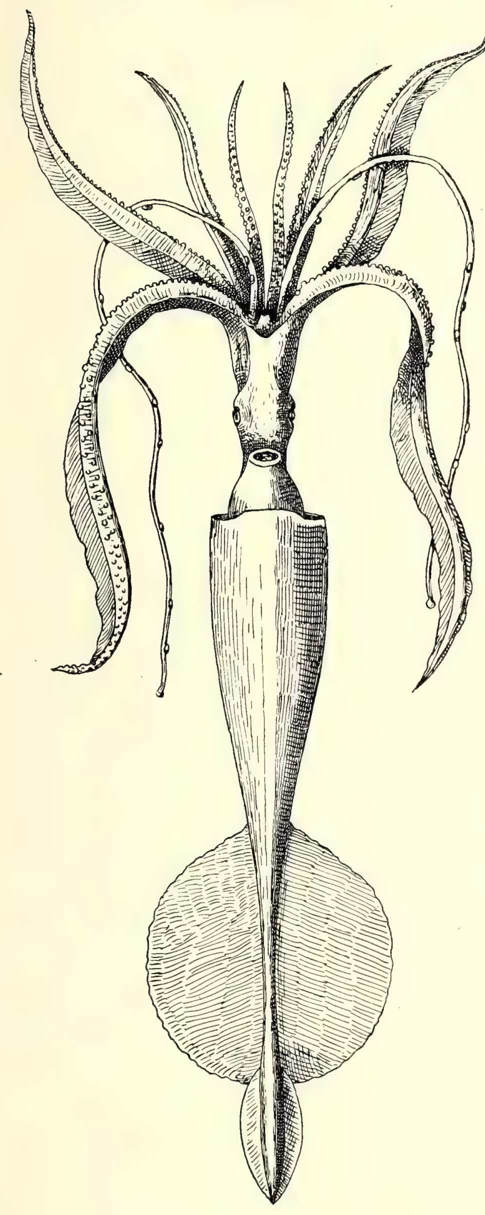


Fig. 70.

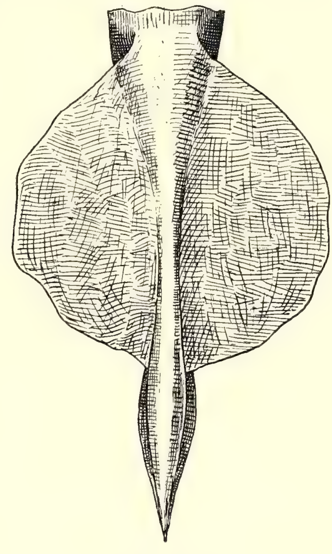


Fig. 71.

Fig. 70. Chirothauma macrosoma, Goodrich, 1896. (Ansicht von der Ventralseite in $^1/_2$ nat. Gr.) (Nach E. S. Goodrich, Transact. Linn. Soc., 2d ser., Vol. VII, Pl. III, Fig. 51, p. 12, London 1896.) — Nur ein Exemplar bekannt, das südlich vom Kistna-Delta und östlich von Madras in 12° 50′ N, 81° 30′ O im Vertikalnetz gefangen wurde, das bis 855 m hinabgelassen worden war. — Der Saum des „Spießes" ist in den Umrissen ergänzt; Länge der Tentakel unbekannt, da beide unvollständig erhalten waren; Farbe durchscheinend, trüb purpurbraun, stellenweise auf der Dorsalseite in Heliotrop und Blau, auf der Ventralseite in Gelb übergehend. Gladius sehr verlängert, Conus sehr in die Länge gezogen.

Fig. 71. Hinterende des Körpers von Chirothauma imperator, Chun, 1910; gefangen im Trawl in der Nähe der Westküste Sumatras im Nias-Südkanal. Das Trawl wurde bis in 614 m hinabgelassen. ($^1/_2$ nat. Gr.) — Die große, kreisrunde Flosse steht infraterminal und inseriert dorsolateral; der Schwanzspitzensaum unterschiebt wie bei der nahe verwandten Chirothauma macrosoma die große Flosse. — Auch der Saum ist muskellos. — Körperbeschaffenheit gallertig. — (Nach C. Chun, l. c., 1910, Taf. XXXVIII, Fig. 2.)

dürfen nicht mit den Dorsolateralfurchen oder der Ventralfurche verwechselt werden, wie in einem späteren Abschnitte noch eingehender besprochen werden soll.

Unter den lebenden Dibranchiaten stellt Loligo media jene Type dar, welche in der Körperform mit Cuspiteuthis acuarius die größte Ähnlichkeit besitzt. Bei der lebenden Form ragt das außerordentlich schlanke, bolzenförmige Körperende weit über die Ansatzstelle der Flossen hinaus; zweifellos standen dieselben ursprünglich terminal und sind erst durch die sekundäre Verlängerung des Körperendes scheinbar nach vorne verschoben worden, so wie auch bei Chirothauma oder Grimalditeuthis die ursprünglich terminal gestandenen Flossen scheinbar nach vorne verschoben sind. Während aber bei den beiden letztgenannten Gattungen außer den primären Flossen noch sekundäre, ventrolaterale Hautsäume zur Ausbildung gelangt sind, fehlen diese bei Loligo media gänzlich.

Wie wir bei der ethologischen Analyse der lebenden Dibranchiaten gezeigt haben, ist dieser Unterschied dadurch bedingt, daß die Lebensweise der verglichenen Typen durchaus verschieden ist. Chirothauma und Grimalditeuthis und ebenso auch Doratopsis sind Typen, bei denen die aktive Schwimmfähigkeit auf ein Minimum reduziert ist und welche eine planktonische Lebensweise führen. Die Flossen dieser Formen sind entweder nur ganz schwach oder überhaupt nicht mehr in der Weise einrollbar, wie dies bei allen schnellschwimmenden Oegopsiden und Myopsiden Regel ist und haben die reiche Muskulatur, welche die Terminalflossen aller schnellschwimmenden Oegopsiden und Myopsiden besitzen, reduziert oder verloren; sie dienen nur mehr zur Erleichterung des ruhigen Schwebens als Gleichgewichtsorgane und als Einrichtungen zur Vergrößerung der Körperoberfläche. Ganz anders liegt jedoch der Fall bei Loligo media. Hier ist die Flosse noch sehr muskulös und daher jedenfalls einrollbar. Das beweist, daß Loligo media noch ein guter und schneller Schwimmer sein muß, der beim raschen Rückwärtsschwimmen die Flossen um den Körper rollt, wie dies bei Loligo Pealei, Loligo vulgaris usw. beobachtet worden ist. Auf die besondere Funktion des Rostrums, beziehungsweise der Körperverlängerung von Loligo media komme ich später zurück. Hier sollte nur festgestellt werden, daß Cuspiteuthis acuarius nach seiner Körperform nicht mit Chirothauma, sondern mit den extrem schlanken Loligo-Arten in Vergleich zu ziehen ist, so daß das Fehlen der Flossenfurchen, wie ich die Dorsolateralfurchen und die

Ventralfurche nennen möchte, bei Cuspiteuthis dadurch ihre Erklärung findet.

Wir wollen aber weiter sehen, ob sich nicht unter den ungefähr 500 lebenden Cephalopodenarten noch einige andere Typen finden, die auch unter den fossilen Dibranchiaten vertreten sind.

Der Repräsentant des Torpedotyps unter den Oegopsiden ist Stenoteuthis Bartrami. Unter den fossilen Dibranchiaten entspricht diesem Typus am ehesten die Gruppe der Belemnoteuthiden, die durch Belemnoteuthis antiqua aus dem Ornatenton von Christian Malford in Wiltshire und Ostracoteuthis superba aus dem lithographischen Schiefer Bayerns am besten vertreten ist. Ich habe schon früher darauf hingewiesen, daß kein zwingender Grund zur bisher herrschenden Annahme vorliegt, daß Belemnoteuthis antiqua laterale Hautsäume besessen hat, sondern daß diese Art zwei wahrscheinlich untereinander verwachsene Terminalflossen trug, die nach Analogie der dorsolateral stehenden Terminalflossen der lebenden Hochseedibranchiaten von Torpedogestalt am Hinterende des Körpers standen und eine rhomboidale bis deltoidale Form gehabt haben müssen. Die Ansatzstellen dieser Terminalflossen sind bei Belemnoteuthis antiqua durch zwei nach vorne divergierende Kiele auf der Dorsalseite des Hinterendes des Phragmokons bezeichnet.

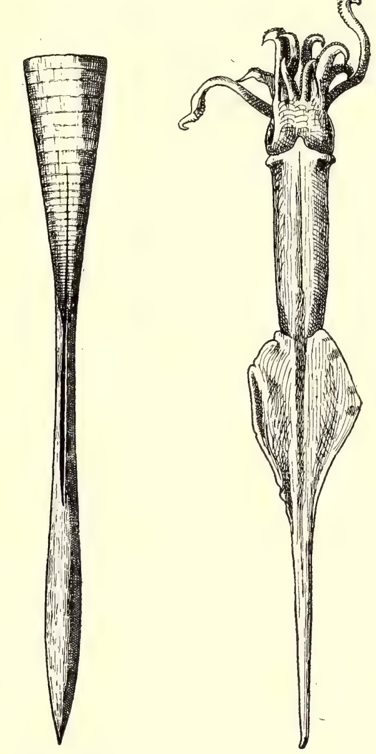


Fig. 72. Fig. 73.

Fig. 72. Beispiel eines clavirostriden Belemniten, dessen Anpassungstypus derselbe ist wie von Chirothauma macrosoma oder Ch. imperator: Ventralansicht von Rostrum und Phragmokon des Belemnites semihastatus aus der Athletenschicht des Braunen Jura ζ vom Ursulaberg bei Pfullingen in Schwaben. ($^1/_2$ nat. Gr.) — (Nach F. A. Quenstedt, Der Jura, Taf. LXXII, Fig. 13, p. 548.)

Fig. 73. Loligo media, Linné, 1767. Körperlänge ca. 20 cm. (Nach G. Jatta, l. c., Tav. XVIII, Fig. 7, Neapel.) — Zu beachten: die auffallende Kürze der Arme und Tentakel, die Stellung und Form der Lateralflossen und der lange „Spieß", mit dem der Körper endet.

Der langgestreckt kegelförmige, sehr schlanke Körpertypus, der uns bei den Belemniten aus der Gruppe der „Conophori" entgegentritt, ist unter den lebenden Formen durch Ancistroteuthis Lichtensteini vertreten. Die Terminalflossen reichen hier ziemlich weit nach vorne und haben eine deltoidale Gestalt. Auch bei Belemnites conophorus reicht die Dorsalfurche, welche ich als die Ansatzstelle der Terminalflossen ansehe, sehr weit nach vorne und dies würde mit der Längserstreckung der Flossen nach Analogie von Ancistroteuthis sehr gut übereinstimmen.

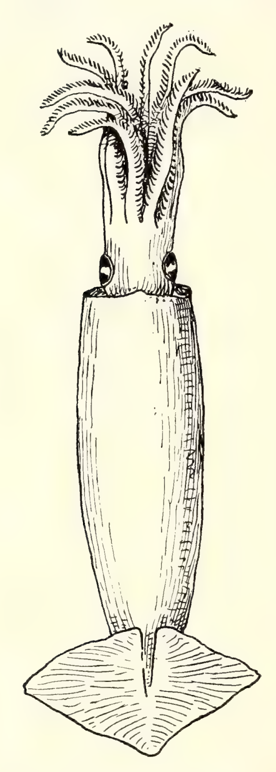


Fig. 74. Neue Rekonstruktion von Belemnoteuthis antiqua, Pearce. (1/2 nat. Gr.) — Auf Grundlage der Abbildungen verschiedener Exemplare aus dem Dogger (Ornatenton) von Christian Malford in Wiltshire (England). (Originalzeichnung.)

Eine der merkwürdigsten Belemnitenformen ist Xiphoteuthis elongata aus dem unteren Lias von Charmouth in England. Das zylindrische Rostrum umfaßt einen sehr langen, schlanken Phragmokon mit entfernt stehenden Scheidewänden, so daß dieser geradezu in die Länge gezerrt erscheint. An den Phragmokon schließt sich ein enorm verlängertes Proostracum an, dessen Länge die des Rostrums um das Fünffache übertrifft und vor allem dadurch auffällt, daß es sich in seiner vorderen Hälfte durch Anlagerung von Kalkblättern verdickt und zugleich verbreitert, so daß der Querschnitt eine elliptische Form erhält[1]).

Wir werden kaum annehmen dürfen, daß dieses langgestreckte Innenskelett in einem dicken und plumpen Körper saß. Da wir von den mit Weichteilen erhaltenen Belemniten aus dem englischen Lias das Verhältnis zwischen der Dicke des Mantels und der Dicke des Innenskeletts kennen, so dürfen wir auch wohl dasselbe Verhältnis für Xiphoteuthis annehmen. Somit erscheint diese Belemnitentype als eine extrem verlängerte, überaus schlanke Gestalt, die nicht

1) Eine Kopie der von Th. H. Huxley mitgeteilten Abbildung von Xiphoteuthis elongata findet sich bei K. A. Zittel, Handbuch der Paläontologie 1884, Bd. II, p. 496, Fig. 677.

mehr mit den torpediformen oder bolzenförmigen Typen unter den lebenden Dibranchiaten, sondern nur mit der stab- oder pfriemenförmigen, extrem in die Länge gezogenen Gestalt von Doratopsis vermicularis verglichen werden kann. Nach Analogie von Doratopsis werden wir auch für Xiphoteuthis laterale Flossen etwa in halber Körperlänge annehmen dürfen und die Ansatzstelle würde dort zu suchen sein, wo das Proostracum deutlich eingeschnürt ist. Daß die hintere Körperhälfte Hautsäume an den Flanken trug, ist wahrscheinlich, aber nicht mit Sicherheit zu entscheiden, da das Rostrum keine Ventralfurchen oder Lateralfurchen zeigt; indessen ist zu bedenken, daß die lateralen Säume auch bei Doratopsis außerordentlich zart, durchsichtig und frei von jeder Muskulatur sind, da sie nur als Schwebeapparate dienen und im Analogiefalle bei Xiphoteuthis keine Eindrücke auf dem Rostrum hinterlassen haben können.

Bei dem ältesten bisher bekannten Oktopoden, Palaeoctopus Newboldi aus der oberen Kreide des Libanon, sind noch getrennte, kleine, dreieckige Terminalflossen vorhanden, die sämtlichen Oktopoden der Gegenwart im erwachsenen Zustande fehlen und nur noch in frühen Embryonalstadien nachweisbar sind. Die globiforme Körpergestalt in Verbindung mit den kleinen und getrennten Terminalflossen findet sich unter den lebenden Dibranchiaten nur in der Familie der Cranchiiden wieder und zwar entspricht dem Typus von Palaeoctopus am ehesten die Jugendform von Cranchia scabra, bei welcher die Terminalflossen noch getrennt sind (Fig. 35 u. 38).

Wir haben somit unter den lebenden Dibranchiaten sechs Typen kennen gelernt, die sich auch unter den fossilen Dibranchiaten wiederfinden. Die ethologische Analyse der lebenden Dibranchiaten hat uns gezeigt, daß die Körperform durch die Lebensweise und vor allem durch die Bewegungsart bedingt ist und wir müssen das gleiche auch für die analog geformten fossilen Typen annehmen. Wir erhalten daher folgende Ergebnisse:

Lebensweise.	Körperform:	Lebende Typen:	Fossile Typen:
nektonisch	torpedoförmig	Stenoteuthis Bartrami	Belemnoteuthis antiqua
	kurzbolzenförmig	Ancistroteuthis Lichtensteini	Belemnites conophorus
	langbolzenförmig	Loligo media	Cuspiteuthis acuarius (adult)

Lebensweise:	Körperform:	Lebende Typen:	Fossile Typen:
planktonisch	stabförmig	Doratopsis vermicularis	Xiphoteuthis elongata
	kelchförmig mit keulenförmigem Körperende	Chirothauma macrosoma	Belemnites semisulcatus
	eiförmig (mit kleinen, getrennten Endflossen)	Cranchia scabra (juv.)	Palaeoctopus Newboldi

Im Rahmen der Erörterung über konvergente Anpassungen bei lebenden und fossilen Dibranchiaten darf eine Erscheinung nicht unerwähnt bleiben, welche C. Chun untersucht, aber, wie ich glaube, nicht richtig gedeutet hat. Während bei keinem einzigen lebenden Oegopsiden und Myopsiden Reste eines gekammerten Schalenteiles vorhanden sind, der dem Phragmokon der Spiruliden, Aulacoceratiden, Belemnoteuthiden, Conirostriden, Clavirostriden und Belopteriden entsprechen würde (von der Deutung eines Phragmokonabschnittes bei Sepia und Verwandten wollen wir hier absehen), tritt bei einer einzigen Gattung der Oegopsiden, Chirothauma, eine Kammerung des Gladius auf, die entfernt an die Septenbildung der Belemnitenphragmokone usw. erinnert.

Wie die hier kopierte Abbildung des der Länge nach durchschnittenen Gladius von Chirothauma imperator zeigt, die der Oegopsidenmonographie Chuns entnommen ist, ist das Ende des Gladius durch schüsselförmige Querkammern abgeteilt, die mit Luft gefüllt sind. Die Septen, welche diese Kammern abschließen, zeigen einen unregelmäßigen Verlauf und auch ihre gegenseitigen Abstände sind ungleichmäßig (Fig. 75).

Bei allen bisher untersuchten Exemplaren war das äußerste Ende des Gladius, der Conus, abgebrochen[1]). Obwohl somit das Seewasser Zutritt in das hintere Ende des verletzten Gladius gehabt hätte, konnte es doch nicht in das Innere eindringen, da die Septen einen wasserdichten Abschluß bilden.

Daß die Septenbildung von hinten nach vorne fortschreitet, geht aus der Abbildung Chuns mit voller Klarheit hervor. Beim Wachstum des Tieres streckt sich nicht etwa der Gladius dadurch in die Länge, daß am Hinterende neue Schichten

1) Aus der Ähnlichkeit von Chirothauma macrosoma ist zu schließen, daß auch diese nahe verwandte Art einen langgestreckten, sehr schlanken Conus besitzt.

angelegt werden, sondern das Wachstum des Gladius schreitet von hinten nach vorne vorwärts, so daß der Conus den ältesten Teil des Gladius bildet. Der Eingeweidesack rückt allmählich nach vorne und die Neubildung eines Querseptums bezeichnet den jeweiligen Stand seines Hinterendes.

Daß diese Septenbildung nicht in regelmäßigen Intervallen vor sich geht, erhellt aus den unregelmäßigen, bald sehr engen, bald sehr weiten Abständen der einzelnen Septen, wie aus der nebenstehenden Figur (Fig. 75) ersichtlich ist.

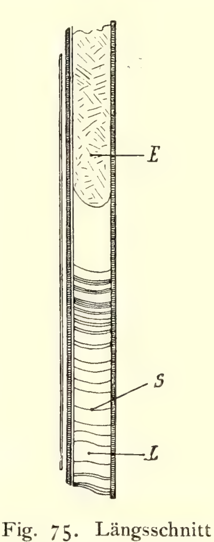
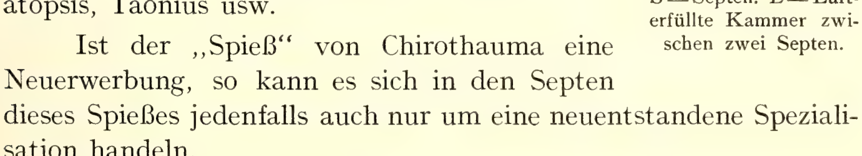


Fig. 75. Längsschnitt durch die Luftkammern des Gladius von Chirothauma imperator, Chun, 1910. (7 mal vergr.) — (Nach C. Chun, l. c., 1910, Taf. XLI, Fig. 13, p. 258.) — E = Ende des Eingeweidesackes. S = Septen. L = Lufterfüllte Kammer zwischen zwei Septen.

C. Chun hat ohne weiteres angenommen, daß die Luftkammern des Gladius von Chirothauma den Querscheidewänden der fossilen Dibranchiaten homolog sind. Da jedoch diese Septen allen andere Oegopsiden fehlen, so wäre daraus der Schluß abzuleiten, daß Chirothauma in der Bildung des Gladius den primitivsten Typus unter allen Oegopsiden darstellt.

Das ist jedoch nicht der Fall. Chirothauma stellt einen hochspezialisierten Typus dar, der sekundär an die planktonische Lebensweise angepaßt ist und diesem Wechsel der Lebensweise — seine Vorfahren müssen nektonische Hochseetiere gewesen sein — die Verlängerung des Körpers neben einer Reihe anderer Spezialisationen verdankt. Daß der Spieß von Chirothauma eine Neuerwerbung und kein Erbteil aus alten Zeiten darstellt, ist schon früher eingehend dargelegt worden. Genau das gleiche gilt auch für Doratopsis, Taonius usw.



Ist der „Spieß“ von Chirothauma eine Neuerwerbung, so kann es sich in den Septen dieses Spießes jedenfalls auch nur um eine neuentstandene Spezialisation handeln.

Sind aber Septen und Luftkammern erst bei Chirothauma entstanden, so kann in keinem Falle eine homologe Bildung der Phragmokonsepten der fossilen Dibranchiaten oder von Spirula usw. vorliegen, sondern nur eine analoge Spezialisation, mit anderen Worten, eine Konvergenzerscheinung.

B. Die Funktion der Rostralbildungen der fossilen Dibranchiaten.

Bei der Frage nach der Lebensweise der Belemniten hat die physiologische Deutung des Rostrums seit jeher eine entscheidende Rolle gespielt.

Die Belemnitenrostren wurden, wie die an früherer Stelle mitgeteilte Zusammenstellung der verschiedenen bisherigen Hypothesen über die Lebensweise der Belemniten gezeigt hat, sehr verschiedenartig gedeutet und es wurden ihnen die merkwürdigsten Funktionen zugeschrieben. Sie wurden zumeist als ,,Wellenbrecher", aber auch als Apparate zum Auffangen des Stoßes beim Schwimmen, also als ,,Puffer", dann als ,,Anker" oder ,,Pflöcke" zur Befestigung und Verankerung des Körpers in den Meeresschlamm, als ,,Senkblei" des senkrecht im Wasser stehenden Körpers und schließlich zuletzt auch noch als ,,Balancierstangen" oder ,,Steuer" gedeutet. Auch als ,,Waffe" soll das Rostrum nach der Ansicht einiger Autoren gedient haben.

Auf den ersten Blick scheint es somit ein gewagtes Beginnen, in dieses Chaos verschiedener und sich zum Teil widersprechender Ansichten Ordnung zu bringen. Der einzige Weg, der uns zum Ziele führen kann, ist die ethologische Analyse derjenigen Bildungen rezenter Formen, welche man im weitesten Sinne als ,,Rostren" auffassen kann.

Als ,,Rostren" sind alle jene Bildungen zu bezeichnen, welche entweder am Vorderende oder am Hinterende des Körpers, immer aber hinsichtlich der Bewegungsrichtung vorne liegen. Da diese Bildungen in morphologischer Hinsicht höchst ungleichwertig sind, so kann die Bezeichnung ,,Rostrum" nur in physiologischem Sinne angewendet werden.

Als Beispiele von lebenden und fossilen Arten mit derartigen Rostralbildungen nenne ich folgende[1]:

---

1) Die Schnauzen- oder Schnabelverlängerungen, welche beide Kieferhälften (die obere und die untere) gleichmäßig betreffen, sind in der nachfolgenden Tabelle nicht berücksichtigt, sondern nur jene Spezialisationen, bei denen entweder die obere Hälfte oder die untere verlängert worden ist. Die in der Liste angeführten fossilen Arten sind mit einem * bezeichnet.

A. Bewegungsrichtung nach vorne: Rostrum am Vorderende des Körpers.

I. Pisces.

A. Ostracodermata. — Heterostraci. — Pteraspidae. — *Pteraspis rostrata Ag.
B. Elasmobranchii. — Selachii. — Pristiophoridae. — Pristiophorus cirratus.
,, Batoidei. — Pristidae. — *Sclerorhynchus atavus A. Smith-Woodw.
,, ,, ,, *Propristis Schweinfurthi Dames.
,, ,, ,, Pristis pectinatus Lath.
,, Holocephali. — Myriacanthidae. — *Myriacanthus paradoxus Ag.
,, ,, ,, *Acanthorhina Jaekeli E. Fraas.
,, ,, Chimaeridae. — Harriotta Raleighiana Goode et Bean.
C. Teleostomi. — Chondrostei. — Polyodontidae. — Polyodon spatula Walb.
,, ,, ,, Psephurus gladius Guenth.
,, ,, Acipenseridae. — Acipenser sturio L.
,, Holostei. — Aspidorhynchidae. — *Aspidorhynchus acutirostris Ag.
,, Teleostei. — Ostariophysi. — Acestra gladius.
,, ,, Anacanthini. — Macrurus nasutus Guenth.
,, ,, Acanthopterygii. — Histiophorus gladius Brouss.
,, ,, ,, Hemirhamphodon Kuekenthali.
,, ,, ,, Pegasus volans.

II. Reptilia.

Ichthyosauria. — *Ichthyosaurus (Eurhinosaurus) longirostris.

III. Aves.

Lari. — Laridae. — Rhynchopinae. — Rhynchops flavirostris Vieill.

IV. Mammalia.

Cetacea. — Squaloceti. — Eurhinodelphidae. — *Eurhinodelphis longirostris Du Bus.

B. Bewegungsrichtung nach hinten: Rostrum am Hinterende des Körpers.

I. Arthropoda. — Crustacea. — Trilobita. — *Olenellus Thompsoni Hall.
*Dalmanites limulurus Green.
Merostomata. — Xiphosura. — Limulus polyphemus L.
*Bellinurus reginae Bayly.
*Bunodes lunula Eichw.
Gigantostraca. — *Eurypterus Fischeri Eichw.
*Stylonurus lacoanus Claypole.
II. Mollusca. — Cephalopoda. — Dibranchiata. — Sepia Orbignyana Fér.
*Spirulirostra Bellardii Orb.
Loligo media L.
Chirothauma macrosoma Goodrich.
Doratopsis vermicularis Rüpp.
Grimalditeuthis Bonplandi Vérany.
*Cuspiteuthis acuarius Schloth.
*Belemnites semisulcatus Mstr.
*Xiphoteuthis elongata de la Bèche.
*Diploconus belemnitoides Zitt.

Daß diese Rostralbildungen in morphologischer Hinsicht höchst ungleichwertig sind, bedarf keiner näheren Begründung. Daß sie selbst innerhalb kleinerer Gruppen wie innerhalb der Dibranchiaten morphologisch heterogene Bildungen darstellen, wurde schon an früherer Stelle eingehend dargelegt.

Wir haben uns nunmehr mit der Frage zu beschäftigen, ob die Rostralbildungen der angeführten Formen in physiologischer Hinsicht gleichwertig sind oder nicht.

Weitaus die Mehrzahl der rostrumtragenden Typen aus den verschiedenen Tierklassen sind Grundbewohner. Dies ist festgestellt bei folgenden lebenden Formen, die in der Liste angeführt sind:

Pristiophorus cirratus, Pristis pectinatus, Harriotta Raleighiana, Polyodon spatula, Psephurus gladius, Acipenser sturio, Acestra gladius, Macrurus nasutus, Pegasus volans, Limulus polyphemus und Sepia Orbignyana.

Auf Grund von Analogieschlüssen ist die benthonische Lebensweise für folgende fossile Formen festgestellt worden, die in der obigen Liste angeführt sind:

Pteraspis rostrata, Sclerorhynchus atavus, Propristis Schweinfurthi, Myriacanthus paradoxus, Acanthorhina Jaekeli, Olenellus Thompsoni[1]), Dalmanites limulurus, Bellinurus reginae, Bunodes lunula, Eurypterus Fischeri, Stylonurus lacoanus.

Die hier genannten Arten benützen ihre Rostralbildungen in verschiedener Weise. Bei den Fischen dienen die Rostren hauptsächlich zum Durchstöbern des Bodens nach Nahrung und werden also in derselben oder in ähnlicher Weise benützt wie die langen Pflugschnauzen des Hornhechtes (Belone)[2]), der Gaviale und der fossilen Teleosauriden, von Lepidosteus, von Stenodelphis, Inia und Platanista, oder wie die langen Schnäbel der Ibisse, Schnepfen, Störche usw., aber mit dem Unterschiede, daß sie eben nur zum Auf-

---

1) L. Dollo: La Paléontologie ethologique. Bull. Soc. Belge Geol. Paléont. Hydrol., Vol. XXIII, p. 408 ff., Bruxelles 1909. — Hier der Nachweis von der Grabfunktion des xiphosuren Pygidiums bei dem Trilobitengattungen Olenellus und Dalmanites sowie bei den xiphosuren Merostomengattungen Bellinurus, Eurypterus, Stylonurus und Bunodes nach Analogie von Limulus.

2) L. Dantan: Arch. Zoologie Expér., 4. sér., Vol. III, p. 75, Paris 1905.
G. Schlesinger: Zur Phylogenie und Ethologie der Scombresociden. Verh. k. k. Zool.-Bot. Ges. in Wien, Bd. LIX, p. 322, Wien 1909.

stöbern, aber nicht auch zum Ergreifen der Nahrung dienen wie bei den Zahnrechenschnauzen und Schnepfenschnauzen, wie ich diese Kieferformen genannt habe. Die Funktion der Rostralbildungen der benthonischen Fische ist also im wesentlichen die einer Pflugschnauze.

Hingegen hat der Schwanzstachel bei Limulus und nach Analogie desselben auch bei den übrigen in der obigen Liste angeführten Arthropoden eine andere Funktion; hier dient er zum Eingraben des Körpers in den weichen Bodenschlamm und zwar erfolgt dieses Eingraben mit überraschender Schnelligkeit, wie ich an einem lebenden Mollukkenkrebs im Herbste 1910 im Frankfurter Zoologischen Garten beobachten konnte. Das Rostrum funktioniert somit hier als Grabstachel, wobei es sehr schnell seitlich hin und her geschleudert wird.

Das Rostrum von Histiophorus gladius dient jedoch weder als Pflugschnauze noch als Grabstachel, sondern als Angriffswaffe. Der Schwertfisch scheut sich auch nicht, den Menschen anzugreifen und der Fang dieses Fisches, der besonders in Sizilien mit der Harpune betrieben wird, ist keineswegs gefahrlos[1]). Mit welcher Kraft das Tier zustößt, geht aus einem Objekt des Hamburger Museums und einem Objekt des Britischen Nationalmuseums in London hervor: in beiden Fällen handelt es sich um Stücke von Schiffswänden, welche von Schwertfischen gerammt wurden, wobei die Rostren abbrachen und darin stecken blieben. Bei dem in Hamburg aufbewahrten Präparate ist das Kupferblech, mit dem die Schiffswand beschlagen war, glatt durchbohrt. Das Rostrum des Schwertfisches funktioniert somit als eine Angriffswaffe und damit steht in Zusammenhang, daß dem Schwertfische im erwachsenen Zustande die Zähne fehlen, da das Beutetier durch die erlittene Verwundung immobil gemacht wird und dann leicht verschluckt werden kann. Die gleiche Erscheinung zeigt auch z. B. Tetrapturus belone aus dem Mittelmeergebiet und obwohl in diesem Falle über die Funktion der Schnauze keine unmittelbaren Beobachtungen vorliegen, so möchte ich es nicht für ausgeschlossen halten, daß auch diese Art das vorspringende Rostrum ebenso wie der Schwertfisch als Angriffswaffe benützt. Das gleiche dürfte bei Aspidorhynchus der Fall gewesen sein.

---

1) C. I. Cori: Der Naturfreund am Strande der Adria und des Mittelmeergebietes, p. 130, Leipzig 1910.

Während es sich in den bisher besprochenen Fällen um Verlängerung der oberen Schnauzenhälfte oder um Schwanzstachel handelte, tritt uns in den beiden Formen Hemirhamphodon und Rhynchops ein Typus entgegen, bei welchem der Unterkiefer verlängert ist.

G. Schlesinger[1]) hat dargelegt, daß es sich im Falle von Hemirhamphodon und Hemiramphus um „Baggerapparate" handelt, wofür außer der allgemeinen Form des Rostrums namentlich die Stellung der Zähne auf dem freien Teile des Unterkiefers spricht, die dieselbe Funktion wie die Seitenzähne der „Säge" von Pristis oder Pristiophorus besitzen. Sehr wichtig ist ferner der von Schlesinger erbrachte Nachweis, daß der Schädel von Hemirhamphus mit zwei wohl ausgebildeten Kondylen an dem ersten Wirbel artikuliert, was von P. Pappenheim[2]) bei Pristis und Pristiophorus festgestellt wurde. Diese Artikulation des Schädels mit der Wirbelsäule ermöglicht eine Hebung der Schnauze in der Sagittalebene um etwa 45^0 und gestattet dem Tiere ein sehr wirksames Durchpflügen des Meeresbodens und Aufstöbern seiner Bewohner, die diesen benthonischen Fischen zur Nahrung dienen. Auch die Kieferverlängerungen von Hemirhamphodon sind daher als Pflugschnauzen zu bezeichnen.

Die Ernährungsart des Scherenschnabels (Rhynchops) ist, wie aus verschiedenen Beobachtungen an der afrikanischen Art (Rhynchops flavirostris) und an der südamerikanischen Art hervorgeht, eine sehr eigentümliche. Hauptsächlich jagt er in der Weise, daß er knapp über der Wasserfläche — seine Wohngebiete sind die Ufer großer Flüsse und die Meeresküste — in den Abendstunden fliegt und dabei seinen Unterkiefer in das Wasser taucht, das er nach Fischen und auf der Oberfläche schwimmenden Insekten durchpflügt, die er aufwirft und sehr geschickt mit dem Schnabel fängt[3]). Wir können daher auch in diesem Falle von einer Pflugschnauze sprechen[4]).

---

1) G. Schlesinger: l. c., p. 334. — Ich halte die Bezeichnung „Baggerapparat" für nicht ganz glücklich, da es sich nicht um ein Baggern, sondern um ein Durchpflügen des Meeresbodens handelt.

2) P. Pappenheim: Über die biologische Bedeutung der Säge bei den sogenannten Sägefischen. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde in Berlin 1905.

3) Brehms Tierleben, 4. Auflage, 1911, Bd. VII, p. 345, bearbeitet von O. zur Strassen.

4) O. Abel: Paläobiologie 1912, p. 514.

Daß auch die extremen Verlängerungen des Zwischenkiefers bei einem Jura-Ichthyosaurier, Eurhinosaurus longirostris und dem außerordentlich langschnauzigen Zahnwal Eurhinodelphis longirostris aus den obermiozänen Meeressanden von Antwerpen als Pflugschnauzen anzusehen sind, habe ich schon an anderer Stelle dargelegt[1]).

Somit haben wir bisher nur die folgenden Funktionen von Rostralbildungen kennen gelernt:

I. Pflügen. A. Durchpflügen des Meeresbodens (z. B.: Pristis).
B. Durchpflügen der Wasserschichten (z. B.: Rhynchops).

II. Graben. — Eingraben des Körpers in den Schlamm des Meeresbodens (z. B.: Limulus).

III. Angriffswaffe (z. B.: Histiophorus gladius).

Wir wollen nunmehr an die Frage herantreten, welche Funktion die Belemnitenrostren besessen haben und ob diese Funktion in allen Fällen dieselbe war.

Zur Lösung dieser Frage stehen uns zwei Wege zu Gebote: erstens ein Analogieschluß auf der Basis der heute lebenden Dibranchiaten und zweitens ein Analogieschluß auf der Basis der rostrumtragenden Meerestiere überhaupt.

Die ethologische Analyse der Rostren der lebenden und fossilen Meerestiere mit Ausnahme der Dibranchiaten hat uns drei verschiedene Funktionen derselben kennen gelernt: das Durchpflügen des Meeresbodens oder des Wassers nach Nahrung, das Eingraben des Körpers als Schutz vor Feinden und endlich die Verwendung des Rostrums als Stoßwaffe. Bei den lebenden Dibranchiaten finden wir aber noch eine weitere Funktion der Rostren: bei Grimalditeuthis, Chirothauma und Doratopsis funktioniert das langgestreckte, schlanke Körperende weder als Pflug, noch als Grabstachel, noch als Angriffswaffe, sondern als Schwebeapparat, wie im ersten Teile dieses Buches dargelegt wurde.

---

1) O. Abel: Cetaceenstudien. — I. Mitteilung: Das Skelett von Eurhinodelphis Cocheteuxi aus dem Obermiozän von Antwerpen. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss., Bd. CXVIII, Abt. I, p. 251, Wien 1909.

O. Abel: Paläobiologie, 1912, p. 515: „Ich möchte das gleiche für den langschnauzigen Eurhinosaurus und für den miozänen Küstenwal Eurhinodelphis vermuten; die spießartige Schnauze hat hier wohl zum Durchpflügen des Wassers und Aufjagen kleiner Fische und Krebse gedient."

Die überraschende Ähnlichkeit der Körperform von Chirothauma macrosoma einerseits und Belemnites semiculcatus und Hibolites anderseits, deren Rostrum eine sehr charakteristische Keulenform besitzt, führt uns zu dem Analogieschlusse, daß das Rostrum dieser Belemniten und ebenso auch das aller „hastaten" Belemniten dieselbe Aufgabe wie bei Chirothauma zu erfüllen hatte und daß diese Tiere eine planktonische Lebensweise führten.

Daraus darf aber keinesfalls der Schluß abgeleitet werden, daß alle Rostralbildungen der fossilen Dibranchiaten dieselbe Bedeutung wie bei Chirothauma besessen haben. Wir finden ja auch unter den lebenden Dibranchiaten bei der Gattung Sepia ein Rostrum ausgebildet, das z. B. bei Sepia Orbignyana und Sepia aculeata als kräftiger Stachel entwickelt, bei anderen Arten von Sepia aber klein ist und bei vielen ganz fehlt. Dieses Rostrum funktioniert bei Sepia officinalis als Grabstachel und wir dürfen wohl dieselbe Funktion auch für die anderen rostrumtragenden Sepien annehmen. Sehr wichtig für die physiologische Bedeutung des Rostrums erscheint mir die Tatsache, daß das Rostrum im Jugendzustand noch vom Mantel umhüllt ist und erst bei voll erwachsenen Tieren den Mantel durchbricht.

Die Grabfunktion des Rostrums von Sepia officinalis gestattet uns, zunächst dem Rostrum von Belosepia, ferner aber auch dem Rostrum von Spirulirostra dieselbe Funktion zuzuschreiben, da ihre Form mit jener von Sepia übereinstimmt; daß nur die Rostren von Sepia und Belosepia in morphologischer Hinsicht homolog sind, während das Rostrum von Spirulirostra eine in morphologischer Hinsicht gänzlich verschiedene Bildung darstellt, beweist, daß hier eine konvergente Anpassung vorliegen muß.

Wir haben jetzt unter den fossilen Dibranchiaten bereits zwei verschiedene Funktionen der „Rostren", die eines Schwebeapparates und die eines Grabstachels kennen gelernt. Wir wollen nunmehr untersuchen, ob unter den Belemnitenrostren auch jene Funktion vertreten ist, die bei den Fischen mit Rostralbildungen die vorherrschende ist, nämlich die Pflugfunktion. Mit dieser Frage sind wir beim Kernpunkt des Belemnitenproblems angelangt.

Auf den ersten Blick scheint es fast aussichtslos, diese viel diskutierte Frage, bei welcher allerdings merkwürdigerweise niemals die Möglichkeit einer Pflugfunktion aufgeworfen worden ist, entscheidend zu beantworten. Zu einer Lösung dieser Frage führt uns jedoch die Feststellung der Tatsache, daß bei den Belemniten

die Embryonalrostren nach zwei gänzlich verschiedenen Typen gebaut sind und daß sich im Laufe der ontogenetischen Entwicklung der Belemniten in vielen Fällen eine totale Änderung der Form des Rostrums nachweisen läßt, die nur mit einer Änderung der Lebensweise und einer Änderung der Funktion des Rostrums in Zusammenhang stehen kann. Vor allem aber ist die Tatsache für die Entscheidung unserer Frage von maßgebender Bedeutung, daß von ganz verschiedenen Belemnitenstämmen mit ganz verschieden gebautem Embryonalrostrum im erwachsenen Zustand dieselbe Form des Rostrums erreicht wurde, wie einerseits ein Vergleich von Cuspiteuthis acuarius mit Mucroteuthis giganteus und anderseits ein Vergleich von Belemnites paxillosus mit Acroteuthis zeigt.

Der vollkommen abrupte Wechsel der Rostrumform bei Cuspiteuthis und bei Mucroteuthis, deren erste Jugendstände verschieden geformte Rostren besitzen, ist kaum durch etwas anderes als durch einen ebenso abrupt erfolgenden Wechsel der Funktion des Rostrums erklärbar.

Die Rostren von Cuspiteuthis und von Mucroteuthis zeigen in den ersten Jugendstadien eine verschiedene Form. Die ersten Lagen des Rostrums gleichen bei Mucroteuthis einem dünnen, dütenförmigen Überzug des Phragmokons und enden mit scharfer Spitze, wie der zuerst von Quenstedt abgebildete Längsschnitt zeigt. Hingegen besitzen schon die ersten Stadien des Rostrums von Cuspiteuthis eine Zuckerhutform mit abgerundeter Spitze, deren Rundung im weiteren Verlaufe des Wachstums bis zum abrupten Wechsel der Rostrumform zunimmt.

Sowohl die Zuckerhutform als auch die Spitzkegelform kehren bei verschiedenen Arten der Gattung Sepia wieder. Alle Sepien sind benthonisch lebende Tiere und wir sind berechtigt, für alle Sepienarten, welche einen „Dorn" besitzen, die gleiche Funktion desselben, also die eines Grabstachels anzunehmen. Wir dürfen daher auch schließen, daß das Rostrum von Cuspiteuthis und Mucroteuthis in frühen Jugendstadien als Grabstachel gedient hat, der die Aufgabe hatte, das wie eine Sepia halb im Boden vergrabene Tier den Verfolgungen durch die zahlreichen Feinde zu entziehen, denen die Belemniten ausgesetzt gewesen sein dürften.

Wenn nun im Laufe der ontogenetischen Entwicklung ein so abrupter Wechsel einsetzte, wie er in der Form des Rostrums des erwachsenen Tieres von Cuspiteuthis und Mucroteuthis zum Ausdrucke kommt, so kann das Rostrum des erwachsenen Tieres doch

keinesfalls mehr die gleiche Funktion wie im Jugendzustand besessen haben.

In Loligo media haben wir eine lebende Dibranchiatengattung kennen gelernt, welche in der allgemeinen Körperform vollkommen dem Typus von Cuspiteuthis acuarius entspricht. Nach dem Analogiegesetz müssen wir somit für die fossile Form dieselbe Lebensweise wie für die lebende Loligoart annehmen.

Wir haben schon früher feststellen können, daß Loligo media jedenfalls ein guter und kräftiger Schwimmer ist. Wir haben nunmehr noch zu untersuchen, ob das Hauptlebensgebiet dieser Art die freie Hochsee oder die Region oberhalb des Meeresbodens ist.

Über den Aufenthaltsort von Loligo media liegen nur dürftige und wenig zuverlässige Angaben vor. Die Art wird sehr selten gefangen und gelangt z. B. nur außerordentlich selten in das Gebiet des Golfes von Neapel. Dagegen ist die nahe verwandte Art Loligo marmorae, die von manchen Autoren nur für ein Synonym von Loligo media betrachtet wird, häufiger. G. Jatta sagt über die Lebensweise dieser Art folgendes:

„Questa specie è commune nel golfo; vive sui fondi fangosi da 40 a 100 metri di profondità. Si pesca con le tartanelle e col tartarone; è frequente e pregiata sopra il mercato. Si confonde dai marinari con il piccoli della Loligo vulgaris Lam. ed è chiamata calamariello."

Die Angabe „vive sui fondi fangosi" ist für die Entscheidung unserer Frage wichtig. Die sandigen Schlammgründe sind der Bereich der Zosterawiesen, in denen sich eine große Menge von Tieren aufhält, die den Kalmaren zur Beute dienen.

Da die Kalmare im Gegensatz zu den mehr trägen Sepien schnelle und kräftige Schwimmer sind, so muß die Verlängerung des Körperendes bei Loligo media zu einem Rostrum, das den frühen Jugendstadien fehlt, mit dem Schwimmen und zwar mit dem Schwimmen über dem Meeresboden zusammenhängen. Ein Grabstachel kann es schon aus dem Grunde nicht sein, weil das Rostrum nicht massiv ist wie bei den Sepien. Dagegen ist zu beachten, daß der Gladius von Loligo media, wie die Abbildungen in der Monographie Jattas zeigen, den Mantel der ganzen Länge nach durchzieht. Das Rostrum von Loligo media kann nur eine Aufgabe haben: die Zosterawälder zu durchpflügen und Beutetiere aus ihnen aufzustöbern.

Dieselbe Funktion muß auch das Rostrum des erwachsenen Cuspiteuthis acuarius und ebenso auch das des erwachsenen Mucroteuthis giganteus besessen haben.

Daraus erklärt sich auch das häufige Vorkommen der „Acuarii" in den schwarzen Schiefern des deutschen Lias, welche von Pflanzen bewachsen gewesene Gründe darstellen; daß auf ihnen ein reiches Pflanzenleben herrschte, nimmt man schon seit langer Zeit an und unterscheidet einzelne Horizonte des mittleren deutschen Lias, die das Hauptlager der „Paxillosen" bilden, geradezu unter der Bezeichnung „Seegrasschiefer"[1]).

Wir wollen es nunmehr versuchen, die Funktion des Rostrums jener Belemniten zu ermitteln, welche durch den Typus des Belemnites paxillosus repräsentiert werden und die weitaus überwiegende Mehrzahl der Belemniten ausmachen.

Betrachten wir zunächst das Rostrum eines typischen Belemnites paxillosus im Längsschnitt, wie er von Quenstedt schon im Jahre 1849 abgebildet wurde, so sehen wir, daß sich die jüngeren Anwachsschichten des Rostrums von den älteren dadurch unterscheiden, daß das Längenwachstum in dem Maße, als sich das Tier dem erwachsenen Stadium nähert, rasch abnimmt, während das Dickenwachstum ungefähr gleichen Schritt mit den älteren Anwachsstreifen hält.

Fast genau dieselben Rostrumformen finden wir bei Belemniten wieder, die einem ganz anderen Stamm als die „Paxillosi" angehören und durch die cretazischen Gattungen Acroteuthis und Aulacoteuthis vertreten sind. Bei diesen Gattungen ist das „Embryonalrostrum" keulenförmig gestaltet und gleicht daher in der Form durchaus dem Typus der jurassischen „Clavati", ohne aber mit ihnen näher verwandt zu sein. Im Laufe des Wachstums bildet sich durch Zunahme des Dickenwachstums der Anwachsschichten allmählich die Paxillosusform heraus, die also hier auf ganz anderem Wege als bei den echten „Paxillosen" zustandekommt. Es ist dies, wie ich schon früher erwähnt habe, ein klares Beispiel einer konvergenten Herausbildung derselben Körperform.

---

1) Die „Seegrasschiefer" des Deutschen Lias ε enthalten ungeheure Mengen von „paxillosen" Belemniten (F. A. Quenstedt, „Der Jura", p. 177). Die petrographische Beschaffenheit dieser Schichten ist dieselbe oder doch eine sehr ähnliche wie die der Amaltheentone (ibidem, p. 206), welche das Hauptlager der „Acuarii" bilden.

Wenn eine derartige Konvergenz nachgewiesen ist, so muß die zweite Frage nach der Ursache dieser Erscheinung lauten.

Jene Belemniten, welche ebenso wie die Gattung Chirothauma ein keulenförmig angeschwollenes Körperende besitzen, haben wir als schwebende, planktonisch lebende Formen mit reduzierter Eigenbewegung erkannt. Dagegen konnten wir die Belemniten, deren Jugendstadien ein dütenförmiges oder zuckerhutförmiges Rostrum besitzen, als Typen bezeichnen, welche in der Jugend ihr Rostrum als Grabstachel benützen.

Daraus ergibt sich, daß Typen wie Acroteuthis oder Aulacoteuthis im späteren Alter die planktonische Lebensweise aufgegeben haben und zur benthonischen Lebensweise übergegangen sein müssen, während Typen wie Belemnites paxillosus Zeit ihres Lebens die benthonische Lebensweise beibehalten haben, so wie die Typen des Belemnites semisulcatus und Hibolites die planktonische Lebensweise.

Wenn es richtig ist, daß die Mehrzahl der Belemniten ihr Rostrum als Grabstachel verwendete, so dürfen wir erwarten, daß sich die Enden der Rostren wenigstens in derselben Weise abgewetzt zeigen, wie wir dies an den Zähnen von Pristis beobachten können und wie dies auch bei den Rostrumenden der alten Sepien der Fall ist.

Eine Durchsicht der reichen Belemnitensammlung des k. k. Naturhistorischen Hofmuseums in Wien hat ergeben, daß eine sehr große Zahl von Belemniten aus den verschiedensten Gebieten und aus verschiedenen Horizonten des Juras und der Kreideformation an den Enden des Rostrums deutliche Spuren einer mitunter sehr beträchtlichen Abwetzung zeigt. Besonders stark sind derartige Spuren an alten Exemplaren ausgeprägt.

Eine große Zahl der Exemplare mit abgewetzten Rostren muß jedoch aus dem Beweismateriale ausgeschieden werden, da es sich um Defekte zu handeln scheint, die das Rostrum erst nach dem Tode des Tieres durch Abrollen auf dem Meeresboden erlitten hat. Daß die Rostren in vielen Fällen sehr lange auf dem Meeresboden lagen, bevor sie von einer schützenden Gesteinsschicht eingehüllt wurden, geht ja vor allem daraus hervor, daß sie häufig mit Austern und anderen Tieren, wie Röhrenwürmern usw., bewachsen sind. Es ist also sehr schwer, in diesen Fällen mit voller Sicherheit den Nachweis zu erbringen, daß die Abwetzungen der Rostrumspitze schon

zu Lebzeiten des Tieres durch das Graben im Bodenschlamm entstanden sind. Nur in einem Falle ist es möglich, die Abschleifungen des Rostrums auf die grabende Funktion zu beziehen: dann, wenn die abgewetzten Stellen nur auf der Ventralseite des Rostrums liegen und vollkommen symmetrisch ausgebildet sind.

J. F. Pompeckj hat 1912 erwähnt, daß die Rostren einer neuen Belemnitenart aus der Unterkreide der Arktis „ganz gleichmäßig abgewetzt sind". Ob diese Stellen auf der Ventralseite liegen, ist der Angabe nicht zu entnehmen[1]).

Ventrale Abnützungsspuren habe ich besonders deutlich bei mehreren Belemniten aus dem Moskauer Jura, die im Naturhistorischen Hofmuseum in Wien aufbewahrt werden, ausgeprägt gefunden. Es waren dies zwei Exemplare von Belemnites Panderianus d'Orb. aus dem Oxfordien von Dorogomilow im Gouvernement Moskau, zwei Exemplare von Belemnites Russiensis d'Orb. aus dem oberen Jura von Mniowniki und mehrere Exemplare von Belemnites absolutus Fischer von derselben Lokalität. Bei einem Exemplar von Belemnites Russiensis hat die Abwetzung von der Ventralseite längs der Flanken auf die Dorsalseite übergegriffen und es hat sich dabei ein innerer härterer Kegel herausgeschält, der in sehr auffallender Weise geglättet ist[2]).

Ob die Defekte des Rostrums bei alten Individuen von Belemnites ventralis Phill. (J. Phillips, l. c., p. 80, Pl. XVII, Fig. 44, 45) mit der Grabfunktion in Beziehung zu bringen sind, wage ich nicht zu entscheiden. Phillips spricht von der Spitze „with a central blunt or eroded termination (when old)"[3]).

---

1) J. F. Pompeckj: Cephalopoda. — Paläontologie. Handwörterbuch d. Naturwiss., Bd. II, p. 296 c, Jena 1912, G. Fischer.

2) Schon Quenstedt hat (Petrefaktenkunde Deutschlands, l. c., 1849, p. 438) auf diese eigentümlichen Abblätterungen des Rostrums bei russischen Jurabelemniten aus der Gruppe der Canaliculaten aufmerksam gemacht, ohne sie jedoch mit der Funktion des Rostrums bei dem lebenden Tiere in Verbindung zu bringen.

3) Die trichterförmigen Löcher an den Rostrumspitzen von Belemnites digitalis aus dem oberen Lias Deutschlands (Hauptlager: „Leberboden" des Lias ε) scheinen mit der Grabfunktion nicht zusammenzuhängen. Es wäre näher zu untersuchen, ob nicht B. digitalis, der ein naher Verwandter von Cuspiteuthis acuarius ist, statt des kalkigen „Spießes" nur einen unverkalkten Spieß besessen hat. Eine monographische Bearbeitung der „Acuarii", welche durch die fleißige Arbeit Werners über die Belemniten des schwäbischen Lias keineswegs überflüssig gemacht worden ist, wird uns hoffentlich später einmal über diese Frage aufklären.

Wir erhalten somit folgendes Bild von der Funktion der Rostren bei einigen der hier besprochenen Arten:

Arten	Funktion des Rostrums	
	in der Jugend	im Alter
Cuspiteuthis acuarius . . .	Grabstachel	Pflug
Mucroteuthis giganteus . .	Grabstachel	Pflug
Belemnites semisulcatus . .	Schwebeapparat	Schwebeapparat
Hibolites	Schwebeapparat	Schwebeapparat
Acroteuthis	Schwebeapparat	Grabstachel
Aulacoteuthis	Schwebeapparat	Grabstachel

Und wir erhalten ferner folgendes Bild von der Lebensweise bei einigen der hier besprochenen Arten:

Arten	Lebensweise	
	in der Jugend	im Alter
Cuspiteuthis acuarius . . .	nektobenthonisch	nektonisch
Mucroteuthis giganteus . .	nektobenthonisch	nektonisch
Belemnites semisulcatus . .	planktonisch	planktonisch
Hibolites	planktonisch	planktonisch
Acroteuthis	planktonisch	nektobenthonisch
Aulacoteuthis	planktonisch	nektobenthonisch

Eine sehr eigentümliche Gestalt besitzen die Rostren der Gattungen Belopterina, Beloptera und Vasseuria, welche in der Familie der Belopteriden zu vereinigen sind. Schon früher wurde hervorgehoben, daß das „Rostrum" von Vasseuria occidentalis eine auffallende Ähnlichkeit mit einer Pflugschar zeigt. Es würde mit Rücksicht auf diese Form der Schluß nahe liegen, daß diese drei Gattungen ihr Rostrum als Pflug benützt haben. Diese Annahme ist jedoch, wie im folgenden auseinandergesetzt werden soll, unrichtig.

Gehen wir davon aus, daß die Rostren von Sepia, Belosepia, Spirulirostra und der meisten Belemniten Grabstacheln bilden, die das Eingraben des Tieres in den weichen Bodenschlamm unterstützen, so würde es im Falle einer gleichsinnigen Funktion des Rostrums von Belopterina doch sehr verwunderlich sein, daß die charakteristische Zuspitzung des Rostrums hier einer kolbigen Verdickung des Endes Platz macht und daß diese Formveränderung des Rostrums von einem Übergang zur „Sanduhrform" begleitet wird. Bei Beloptera erscheint diese von Belopterina eingeschlagene Spezialisationsrichtung noch gesteigert und es haben sich die schwachen Lateralkiele zu lateralen, nach abwärts geneigten, massiven Flügeln entwickelt.

Eine derartige Spezialisation kann kaum eine spezielle Anpassung an das Graben oder Pflügen sein. Gegen die Annahme einer dieser beiden Funktionen spricht vor allem die allgemeine Form des Rostrums der drei genannten Gattungen der Belopteriden, außerdem aber auch die unverkennbare Verkümmerung gerade desjenigen Rostrumabschnittes, der sonst beim Graben und Pflügen die wichtigste Rolle spielt, nämlich die Reduktion des terminalen Rostrumabschnittes. Sie macht sich schon bei Belopterina bemerkbar, steigert sich bedeutend bei Beloptera und erreicht bei Vasseuria in dem gänzlichen Verluste der hinteren Sanduhrhälfte ihr Ende. Daß es sich hier um eine Reduktion handelt, geht schon aus der sehr charakteristischen Beschaffenheit des kolbigen Endes bei Beloptera belemnitoidea aus dem Lutétien von Cumières an der Marne hervor, wie die von M. Leriche mitgeteilte Abbildung deutlich erkennen läßt (Fig. 59).

Um die Funktion des Rostrums der Belopteriden zu ermitteln, ist es nötig, sich die Körperform der höchstspezialisierten Form Vasseuria zu rekonstruieren.

Die Dorsal- und Ventralansicht des Rostrums zeigt, daß das Körperende keinesfalls in eine Spitze, sondern in eine schaufelförmige Verbreiterung ausgelaufen sein muß. Die Seitenansicht läßt erkennen, daß die pflugscharförmigen Flügel stark herabgebogen waren. Daraus ergibt sich, daß der Körper, beziehungsweise der Mantel, nicht mit einer scharfen Spitze geendet haben kann. Nun wäre es ja möglich anzunehmen, daß einem spitzkegelförmigen Körper ein von einem Mantelfortsatz umhülltes, pflugscharartiges Gebilde angefügt war, das die Aufgabe hatte, zum Ansatze großer,

muskulöser Terminalflossen zu dienen und daß diese eine ähnliche Funktion wie z. B. bei Loligo besessen haben.

Eine derartige Annahme würde jedoch den Erfahrungen, die wir aus der ethologischen Analyse der lebenden Dibranchiaten gewonnen haben, absolut widersprechen. Wir müssen uns also nach anderen lebenden Typen umsehen, die uns die Bedeutung der Lateralflügel von Beloptera und des merkwürdigen, einer Pflugschar oder einem Löffel ähnlichen „Rostrums" von Vasseuria verständlich machen können.

Wenn wir die Innenskelette der lebenden Dibranchiaten mit jenen der Belopteriden vergleichen, so fällt uns auf, daß bei den Oegopsiden der Gladius am Hinterende eine deutlich abgesetzte Verbreiterung von ursprünglich lanzettlicher Form trägt, welche als „Lanceola" bezeichnet wird. Bei verschiedenen Arten schlagen sich die Ränder der Lanceola ventralwärts ein und krümmen sich bei anderen Arten so weit gegeneinander, daß sie auf der Ventralseite zusammenstoßen und auf diese Weise einen Hohlkegel, den „Conus", bilden, dessen Länge und Gestalt bei den einzelnen Arten sehr verschieden ist. In einigen Fällen ist der Conus des Gladius nach hinten zu einem dünnen, sehr zarten „Schwanzfaden" verlängert wie bei den Gattungen Toxeuma, Galiteuthis, Taonius, in anderen Fällen reicht die Lanceola nicht so weit nach hinten als der Mantel.

Der Conus dient bei den Oegopsiden für gewöhnlich zur Aufnahme des Eingeweidesacks[1]).

Wie G. Pfeffer ausdrücklich hervorhebt, inserieren die terminalen Flossen stets an den posterolateralen Rändern der Lanceola.

Bei der Gattung Bathothauma tritt, wie wir schon an früherer Stelle besprochen haben, eine sehr eigentümliche und unter den lebenden Dibranchiaten einzig dastehende Spezialisation auf, die in der Befestigung der getrennten Terminalflossen an einem knorpeligen Stab besteht (vgl. Fig. 12).

Diese kleinen, getrennten Terminalflossen verharren, wie schon früher erwähnt, bei Bathothauma in gespreizter Stellung. Wahrscheinlich dienen sie nur als Steuerkiele und haben jedenfalls nicht mehr dieselbe Funktion wie die große, aus zwei zu einer Flosse verschmolzene Terminalflosse von Stenoteuthis, Gonatus, Loligo usw.

---

1) G. Pfeffer: l. c., 1912, p. 641.

Standen an den terminalen Lateralflügeln der Belopteriden Flossen, so können sie unmöglich einrollbar wie bei den genannten Schnellschwimmern gewesen sein, sondern müssen in gespreizter Haltung verharrt haben.

Das Rostrum der Belopteriden kann jedenfalls weder ein Grabstachel wie bei Spirulirostra, noch ein Pflug wie bei Cuspiteuthis, noch ein Schwebeapparat wie bei Belemnites semisulcatus, sondern nur ein Träger schwacher, getrennter Terminalflossen wie bei Bathothauma und vielleicht auch ein Schutz des Hinterendes des Eingeweidesackes wie der Conus bei den Oegopsiden gewesen sein[1]. Die Körperform des Tieres war, wie wir gesehen haben, weder torpedoförmig, noch bolzenförmig, noch pfriemenförmig, noch schollenförmig wie bei den Sepien. Alle Merkmale sprechen dafür, daß der Mantel der Belopteriden am Hinterende abgerundet war und der Körper muß daher globiform gewesen sein. Daraus ergibt sich aber weiter der Analogieschluß, daß die Tiere keine nektonische Lebensweise geführt haben können, sondern schwerfällige Tiere waren, die aller Wahrscheinlichkeit nach planktonisch lebten wie die Cranchiiden der Gegenwart.

C. Die Bewegungsart der fossilen Dibranchiaten.

Die ethologische Analyse der lebenden Dibranchiaten hat uns klar gezeigt, daß die Bewegungsart der lebenden Dibranchiaten außerordentlich verschieden ist und daß sich dieselbe auch in der allgemeinen Form des Körpers ausprägt.

Wir haben unter den lebenden Vertretern der dibranchiaten Cephalopoden schnelle und langsame Oberflächenschwimmer kennen gelernt; wir haben feststellen können, daß viele Formen eine sehr verminderte Schwimmfähigkeit besitzen, die bis zur Ausbildung rein planktonischer Typen geführt hat; viele Arten liegen den größten Teil ihres Lebens ruhig in natürlichen oder selbstgebauten Felsspalten und Höhlen, andere bevorzugen sandigen oder schlammigen Boden, in den sie sich entweder durch Wellenbewegungen der

---

1) Dieselbe Funktion (Schutz des Hinterendes des Eingeweidesackes und Ansatzstelle der Terminalflossen) dürfen wir wohl auch für die Lateralflügel des Gehäuses der von Canavari 1892 beschriebenen Gattung Spirulirostrina aus dem Miozän Sardiniens annehmen. Daß diese Flügel nicht als morphologische Äquivalente des Belemnitenrostrums und ebensowenig als Reste des von diesem morphologisch verschiedenen „Rostrums" der Gattung Spirulirostra betrachtet werden dürfen, wurde schon an früherer Stelle dargelegt (vgl. p. 159).

lateralen Flossensäume oder durch Schaufelbewegungen größerer Lateralflossen eingraben; eine sehr große Zahl von Arten aus dem Stamme der Oktopoden bewegt sich auf der Nahrungssuche mit Hilfe der muskulösen und häufig stark verlängerten Arme kriechend auf dem Meeresboden fort; endlich ist auch vereinzelt ein Anheften an Felsen oder andere feste Objekte beobachtet worden.

Wir haben weiter feststellen können, daß die Bewegungsart der Dibranchiaten mit der Körperform in inniger Wechselbeziehung steht und dieselbe bedingt. Die schnellschwimmenden Hochseeoegopsiden (z. B. Stenoteuthis Bartrami) und Hochseemyopsiden (z. B. Loligo Pealei) unterscheiden sich durch ihre Torpedogestalt sehr bestimmt von den meist ruhig auf dem Meeresboden liegenden, depressiformen Sepien und ebenso bestimmt von den rapiformen, vorzugsweise ruhig schwebenden Hochseeoegopsiden (z. B. Taonius pavo, Chirothauma imperator) und den globiformen Planktontypen (z. B. Cranchia scabra) usw.

Endlich hat uns die ethologische Analyse der verschiedenen Bewegungsarten der lebenden Dibranchiaten gezeigt, daß sich die überwiegende Mehrzahl mit Hilfe des Trichters fortbewegt und daß in diesem Falle die Haupt-, aber nicht die ausschließliche Bewegungsrichtung die nach hinten ist. Außerdem stehen aber einigen lebenden Typen auch noch in den Lateralflossen (z. B. bei Sepiola Rondeletii und Cirroteuthis meangensis) Lokomotionsapparate zu Gebote und bei anderen spielt auch der die Arme verbindende Schirm als Lokomotionsapparat eine wichtige Rolle, wie wir dies im ersten Teile dieses Buches ausführlich besprochen haben.

Wenn wir uns nunmehr die Frage vorlegen, welches dieser verschiedenartigen Bewegungsmittel wir für die Belemniten annehmen müssen, so kann nur die Lokomotion durch den Trichter in Betracht kommen. Die Körpergestalt der Belemniten ist immer langgestreckt, wenn auch zwischen der Kegelform und der Spießform zahllose Übergänge bestehen. Da keine einzige lebende Dibranchiatentype bekannt ist, welche mit der Torpedoform, Kegelform oder Spießform eine Lokomotionsart verbinden würde, wie sie die mit Lateralflossen oder langgestreckten Lateralsäumen oder mit Armschirmen versehenen Arten zeigen, so kann auch für die Belemniten nur die Lokomotion durch Trichterstöße angenommen werden.

Damit ist auch gleichzeitig gesagt, daß sich die Belemniten vorwiegend in der Richtung nach hinten bewegt haben müssen, doch wird ihnen ebenso wie bei den konvergenten Typen der lebenden

Dibranchiaten durch ein entsprechendes Umklappen des Trichters eine beliebige Änderung der Bewegungsrichtung möglich gewesen sein.

Wir wollen nunmehr der Frage näher treten, ob die Belemniten schnelle oder langsame Schwimmer gewesen sind und ob sich vielleicht in dieser Hinsicht Unterschiede zwischen den einzelnen Typen feststellen lassen.

Zur Entscheidung dieser Frage ist es von Wichtigkeit, die Ernährungsart der Belemniten in den Kreis dieser Besprechung einzubeziehen. Wir sind in der Lage, einen Schluß auf die Ernährungsart wenigstens einiger Belemniten aus dem Vorhandensein zahlreicher und kräftiger Armhaken ziehen zu können. Unter den lebenden Dibranchiaten sind nur kräftige, schnelle Hochseeräuber mit Fanghaken ausgerüstet; es gibt zwar auch verschiedene schnelle Hochseeräuber, deren Arme nur Saugnäpfe tragen, aber den mikrophagen Formen mit kurzen Armen fehlen die Fanghaken ausnahmslos. Wir sind daher zu dem Analogieschlusse berechtigt, daß diejenigen Belemniten wenigstens, deren Armhaken bekannt sind — wir kennen solche bisher nur aus dem Lias und dem Oxfordien Englands — Räuber gewesen sind, welche hauptsächlich auf größere Beutetiere, wie Fische und Krebse Jagd machten und die mit den Fanghaken erfaßte Beute solange festzuhalten vermochten, bis sie durch Bisse getötet war.

Der Besitz von Fanghaken in Verbindung mit der mehr oder weniger langgestreckten Körperform spricht entschieden dafür, daß die derart bewehrten Arten schnelle Schwimmer gewesen sind. Damit ist allerdings noch nicht bewiesen, daß alle Belemniten schnelle Hochseeräuber gewesen sind. Dies gilt zwar sicher für die Gattungen Belemnoteuthis und Ostracoteuthis, aber z. B. kaum für Belemnites semisulcatus.

Die Bewegungsart von Cuspiteuthis und Macroteuthis ist wohl am ehesten mit jener der langgestreckten Loligo-Arten (z. B. Loligo media und Loligo subulata) zu vergleichen. Höchstwahrscheinlich waren es schnelle Schwimmer.

Hingegen kann ich die Belemniten vom Typus des Belemnites semisulcatus, deren allgemeine Körperform in so auffallender Weise an die rapiformen Typen unter den lebenden Dibranchiaten erinnert, nicht als schnelle Schwimmer betrachten. Wir sind bei der ethologischen Analyse der lebenden Dibranchiaten zu dem Ergebnisse gelangt, daß Typen wie Taonius pavo, Galiteuthis armata und Chirothauma imperator sich vorzugsweise schwebend im freien

Wasser aufhalten. Bei der überraschenden Ähnlichkeit, die zwischen der Körperform von Belemnites semisulcatus und Chirothauma imperator besteht, sind wir berechtigt, für beide Arten denselben Grad der Bewegungsfähigkeit anzunehmen.

Die grundbewohnenden Typen, zu denen die Gattungen Belosepia, Spirulirostra und wahrscheinlich auch Diploconus und verschiedene der phylogenetisch ältesten Belemniten gehören, verbrachten vermutlich den größten Teil ihres Lebens so wie die Sepien in ruhiger Bodenlage; wir dürfen wohl auch annehmen, daß sie sich beim Ergreifen ihrer Beute und auf der Flucht vor Feinden in derselben Weise wie die Sepien bewegten. Zu der Kategorie der Schnellschwimmer sind sie keinesfalls zu rechnen.

Palaeoctopus Newboldi, der älteste bekannte Oktopode, der in stammesgeschichtlicher Hinsicht dadurch von besonderer Wichtigkeit ist, daß er noch kleine, getrennte Terminalflossen besaß, muß in dieser Hinsicht wie auch durch seine allgemeine Körperform den globiformen Cranchien an die Seite gestellt werden. Seine Bewegungsart wird wohl vorwiegend in einem ruhigen Schweben und gelegentlichem, langsamem Schwimmen bestanden haben; daß er sich außerdem ebenso wie z. B. Octopus vulgaris auf dem Meeresboden kriechend fortzubewegen vermochte, ist möglich, kann aber aus der allgemeinen Körperform nicht mit Sicherheit erschlossen werden.

Wir haben uns nunmehr noch mit der Frage zu beschäftigen, welche Körperhaltung die Belemniten beim Schwimmen und Schweben besessen haben. In früherer Zeit hat man ziemlich allgemein angenommen, daß die Belemniten beim Schwimmen eine horizontale Körperstellung einnahmen. Durch die Jaekelsche Hypothese von der senkrechten Achsenstellung der mit der Spitze des Rostrums im Bodenschlamme des Meeres steckenden Belemniten ist diese bis dahin herrschende Auffassung von der Horizontalstellung der Körperachse der Belemniten stark beeinflußt und von verschiedenen Seiten die Ansicht geäußert worden, daß das Gewicht des Rostrums so bedeutend war, daß auch die ruhig schwebenden und die schwimmenden Belemniten im Wasser vertikal standen oder schwammen.

Da F. Hafferl nachgewiesen hat, daß das Gewicht des Rostrums nicht nur vollständig durch den Gasgehalt des Phragmokons ausgeglichen wird, sondern sogar noch ein Auftrieb vor-

handen ist, so fallen alle Schlüsse, die auf das vermeintliche große Gewicht des Rostrums aufgebaut worden sind, zusammen.

Wenn wir ermitteln wollen, welche Stellung die Belemniten im Schweben und beim Schwimmen eingenommen haben, so müssen wir uns wieder, wie in allen analogen Fällen, nach der Körperhaltung der lebenden Dibranchiaten umsehen.

Wie wir schon im ersten Abschnitte feststellen konnten, steht bei Loligo vulgaris die Körperachse parallel zur Fluchtrichtung, wenn sich das Tier rasch flüchtet. Wenn dagegen der Kalmar aufsteigt oder niedersteigt, so geschieht dies mit schräg stehender Körperachse und zwar steigt das Tier in der Regel mit dem Hinterende voran in die Höhe (seltener mit dem Kopfende voran), während beim Niedersteigen das Kopfende voran gestellt wird. Die langsame Vertikalbewegung des Kalmars vollzieht sich daher in klinonektonischer Stellung, also mit schräg stehender Körperachse, während das horizontale Rückwärtsschwimmen mit horizontal stehender Körperachse, also in gastronektonischer Schwimmstellung erfolgt.

Wenn sich ein Flugfisch zum „Flug“, d. h. zum Herausspringen aus dem Wasser anschickt, so fährt er in schräger Richtung gegen die Oberfläche und zwar ist der für den Fallschirmflug günstigste Winkel, den die Körperachse mit der Horizontalebene einschließt, ein Winkel von 45°[1]). Obwohl über die Achsenstellung des „flying Squid“ beim Herausfahren aus dem Meere keine Angaben vorliegen, so möchte ich doch annehmen, daß bei Stenoteuthis Bartrami, dem „fliegenden Tintenfisch“, die gleiche Achsenstellung des Körpers wie bei den Exocoeten oder „Schwalbenfischen“ eingenommen wird, wenn sie aus dem Wasser springen. Auch bei Kalmaren ist übrigens dieses Herausschnellen aus dem Wasser beobachtet worden, wie W. Th. Meyer mitgeteilt hat.

Da wir auf anderen Wegen zu dem Schlusse gelangt sind, daß die Belemniten aus der Gruppe der „Acuarii“ demselben Anpassungstypus wie Loligo media angehören, so werden wir auch annehmen dürfen, daß die Körperhaltung während des ruhigen Schwebens und während des schnellen Schwimmens dieselbe war, wie bei Loligo.

Hingegen müssen wir prüfen, ob auch für die Belemniten, welche nach dem Typus des Belemnites semisulcatus gebaut sind

---

1) O. Abel: Fossile Flugfische. Jahrb. d. k. k. geol. Reichsanstalt Wien 1906, Bd. LVI, p. 59. — Paläobiologie der Wirbeltiere 1912, p. 316.

und dem Anpassungstypus der lebenden Chirothauma macrosoma angehören, die gleichen Regeln wie für Loligo gelten oder ob diese Typen während des Schwimmens und Schwebens eine andere Körperhaltung einnahmen.

Da weder Chirothauma macrosoma noch Chirothauma imperator jemals lebend zur Beobachtung gelangt sind, so können wir über die Körperhaltung dieser Typen nur auf indirektem Wege einen Aufschluß erhalten.

Wir haben aber ein zuverlässiges Mittel, um die Achsenstellung des Körpers während des Schwimmens und Schwebens auch bei jenen Formen festzustellen, über die keine direkten Beobachtungen am lebenden Tiere vorliegen, das ist der Färbungsunterschied der Rücken- und der Bauchseite.

E. S. Goodrich gibt z. B. für Chirothauma macrosoma an, daß bei dem einzigen bisher bekannten Exemplar aus der See vor dem Kistnadelta (12⁰ 50' N, 81⁰ 30' O) die Oberseite des durchscheinenden Mantels trübpurpurbraun gefärbt war, wobei die Färbung stellenweise in Heliotrop und blau überging; dagegen war die Ventralseite vorherrschend gelb gefärbt[1]).

Dieser Färbungsunterschied ist nur dadurch zu erklären, daß die vorherrschende Belichtung der Oberseite und Unterseite verschieden war.

Daraus ergibt sich weiter, daß Chirothauma macrosoma unmöglich mit vertikal stehender Körperachse, also in hypsonektonischer Stellung im Wasser schwebt oder schwimmt, sondern daß auch bei dieser Type die gastronektonische oder klinonektonische Körperhaltung die Regel bilden muß.

Wir sind daher zu dem Analogieschlusse berechtigt, daß auch die nach dem gleichen Typus wie Chirothauma geformten Belemniten, also z. B. Belemnites semisulcatus, dieselbe Schwimmstellung und Schwebestellung wie Chirothauma einnahmen.

Daß Chirothauma vorwiegend mit horizontal stehender Körperachse schwimmt, geht übrigens auch aus dem Vorhandensein der großen, fast kreisförmigen, infraterminalen Flosse hervor.

---

1) E. S. Goodrich: Transactions Linnean Society, 2d Ser., Vol. VII, p. 12, London 1896.

D. Der Aufenthaltsort der fossilen Dibranchiaten.

Wir wollen uns nunmehr, nachdem wir die Körperformen und die verschiedenen Bewegungsarten der fossilen Dibranchiaten festzustellen versucht haben, der Frage nach den Wohnorten dieser Tiere zuwenden.

In einigen Fällen haben wir schon aus der Ermittlung der Bewegungsart einen Aufschluß über den Aufenthaltsort der fossilen Dibranchiaten erhalten; einige Typen haben sich als Grundbewohner, andere als Freischwimmer und wieder andere als Schweber erwiesen. Damit haben wir aber noch keinen Aufschluß darüber erhalten, ob die fossilen Dibranchiaten die Küstengewässer, die offene See, die Tiefsee, Felsböden, Sandböden oder Schlammböden bewohnt haben. Nur in zwei Fällen haben wir als Aufenthaltsort eines fossilen Dibranchiaten die Tangwälder der seichteren Küstengewässer bezeichnen können und zwar für Cuspiteuthis acuarius und Mucroteuthis giganteus. Wir müssen die verschiedenen Wege prüfen, die uns einen Aufschluß über den Aufenthaltsort der übrigen fossilen Dibranchiaten zu geben vermögen.

Zunächst müssen wir uns daran erinnern, daß die Körperkonsistenz der lebenden abyssalen Dibranchiaten ausnahmslos eine gallertige oder häutige ist. Da die Belemniten ein kalkiges, mit Ausnahme der hastaten Belemniten (z. B. Belemnites semisulcatus) sehr massives Innenskelett besessen haben, so können sie schon aus diesem Grunde keine Tiefseebewohner gewesen sein. Dazu kommt, daß wir in einigen Fällen Reste eines wohlentwickelten Tintenbeutels bei den Belemniten angetroffen haben. Bei den Dibranchiaten, welche eine dysphotische Lebensweise führen und Leuchtorgane besitzen, ersetzt der Auswurf eines leuchtenden Sekretes die Tinte, welche von den Dibranchiaten der euphotischen Region ausgestoßen wird, um ungesehen vor einem Feinde die Flucht zu ergreifen; W. Th. Meyer[1]) teilt eine diesbezügliche Beobachtung an Heteroteuthis dispar, einem Sepioliden, mit. Der Besitz eines wohlentwickelten Tintenbeutels spricht also in Verbindung mit dem massiven Bau des Innenskeletts dafür, daß die Belemniten

1) Werner Th. Meyer: Tintenfische, p. 117. Leipzig 1913. — Das Tier wirft bei mechanischer Reizung ein leuchtendes Sekret aus, das in grünlich leuchtenden Kugeln und Fäden im Wasser schwimmt und den Feind täuscht, während das T er durch einen raschen Trichterstoß die Flucht ergreift.

Bewohner der obersten Wasserschichten gewesen sind, in denen ihnen der Tintenbeutel das Ausstoßen einer „Tintenwolke" und somit eine leichte Flucht ermöglichte.

Die Belemniten werden in überwiegender Mehrzahl in feinkörnigen, tonreichen Gesteinen angetroffen, während sie in rein sandigen Gesteinen seltener sind und in grobklastischen Gesteinen nur sehr selten gefunden werden. Dieses geologische Vorkommen spricht ganz entschieden dafür, daß die Belemniten über schlammigen Gründen lebten; die Funde von Belemniten in Konglomeraten lassen sich leicht dadurch erklären, daß sie entweder in lebendem oder in totem Zustand an die Küste geschwemmt wurden, so wie ja auch dann und wann vereinzelte Exemplare oder ganze Schwärme von lebenden Dibranchiaten an die Küste geworfen werden, wie das z. B. bei Loligo Pealei oder Dosidicus gigas beobachtet worden ist. Aus dem Funde von Belemniten in rein litoralen Ablagerungen darf daher ebensowenig ein Schluß dahin gezogen werden, daß sie an ihren Wohnorten verendet sind, als wir etwa aus dem Funde eines riesigen Architeuthis am Strande des Nordatlantik einen Schluß darauf ziehen dürfen, daß diese Tiere Küstenbewohner sind[1]).

Die ethologische Analyse der Belemniten hat uns jedoch zu dem Ergebnisse geführt, daß sie ihre Rostren entweder als Grabstachel oder als Pflug oder als Schwebeapparat benützten. Die Funktion des Grabstachels setzt aber schon an und für sich einen weichen oder schlammigen Boden voraus und das Hauptverbreitungsgebiet der submarinen „Wälder" sind die Schlammgründe und nicht die Felsküste und der Schotterstrand. Das geologische Vorkommen bietet also eine Bestätigung der Resultate der ethologischen Analyse.

Wahrscheinlich ist die Hochsee in der Belemnitenzeit ebenso von Cephalopodenschwärmen wie die heutigen Ozeane bevölkert gewesen. Unsere Untersuchungen haben aber die Frage nicht mit

---

1) Ebensowenig darf etwa aus den Abdrücken der Fangarme eines unbekannten Dibranchiaten in den Solnhofener Schiefern, die O. Jaekel 1899 (Zeitschr. d. Deutsch. Geol. Ges., p. 36) beschrieb und die J. Walther 1904 (Festschrift für Ernst Haeckel, p. 201, Fig. 17) neuerlich abbildete, der Schluß gezogen werden, daß sich dieser Cephalopode immer kriechend fortbewegte. Die Abdrücke der krampfhaft eingerollten Arme sprechen wohl nur dafür, daß sich dieses Tier in Todesangst aus dem zähen, klebrigen Schlamme herauszuwinden versuchte, was ihm auch vielleicht gelungen ist. Als normale Bewegungsfährte wird man diese Abdrücke nicht deuten dürfen, worauf ich schon früher hingewiesen habe.

Sicherheit beantworten können, ob die Belemniten in der mesozoischen Epoche auch die Rolle der lebenden Oegopsiden gespielt haben oder ob sie nur ebenso wie die lebenden Myopsiden fast ausschließlich Bewohner der Küstenregionen gewesen sind. Daß unter ihnen rasche Schwimmer gewesen sein müssen, hat uns Cuspiteuthis acuarius gezeigt; aber diese Art wird die submarinen ,,Wälder" kaum verlassen haben. Als planktonische Typen haben wir die nach dem Chirothauma-Typus gebauten Belemniten erkannt und haben auch für die Belopteriden eine planktonische Lebensweise wahrscheinlich machen können. Der in den lithographischen Schiefern Bayerns häufige Belemnites semisulcatus hat jedenfalls nicht in den ruhigen Lagunen, sondern im offenen Meere gelebt.

Wir müssen uns sehr davor hüten, aus dem Fundorte fossiler Reste den Schluß abzuleiten, daß der Fundort immer mit dem Todesort und dem Wohnort des lebenden Tieres zusammenfällt. Es ist scharf zwischen dem Wohnort, dem Todesort und dem Begräbnisort fossiler Tiere zu unterscheiden; wenn auch heute niemandem mehr einfallen wird, aus dem Funde eines Elefantenskelettes in marinen Strandbildungen darauf zu schließen, daß die betreffende Art im Littoral als Wassertier lebte, so gibt es doch noch immer übergenug derartige Irrtümer in der paläozoologischen Literatur, die auf eine mangelhafte oder unrichtige Unterscheidung von Wohnort, Todesort und Begräbnisort der fossilen Tiere zurückzuführen sind.

Wenn die Erhaltungsbedingungen für die weichkörperigen Oegopsiden und Myopsiden der Gegenwart günstiger wären, als sie es in der Regel zu sein pflegen, so würden z. B. an der Westküste Südamerikas tausende von Exemplaren von Dosidicus gigas und an der Ostküste des nördlichen Nordamerikas tausende von Exemplaren von Loligo Pealei fossil werden. Wir haben schon an früherer Stelle über die Ursachen dieser Wanderungen zur Küste gesprochen; wir werden annehmen dürfen, daß auch bei den fossilen Dibranchiaten analoge Katastrophen den Untergang von vielen tausend Exemplaren herbeigeführt haben. In einem solchen Falle würde zwar der Todesort mit dem Begräbnisort, aber nicht mit dem Wohnort der von einer gemeinsamen Schlammschicht überdeckten Leichenreste zusammenfallen.

Es ist aber auch denkbar, daß große Anhäufungen von Belemniten auf dieselbe Weise zustande gekommen sind wie die Anhäufung von hunderttausenden von Schulpen in den Strandsanden der

belgischen Küste in der Gegenwart. Die Tiere verenden nicht an der Küste selbst, sondern in größerer Entfernung von derselben und nur die Schulpe werden von der Brandung in ungeheuren Mengen an den Strand gespült. In diesem Falle ist also der Todesort und Begräbnisort nicht derselbe, aber der Todesort fällt mit dem Wohnort zusammen.

Wir müssen daher bei den Schlußfolgerungen sehr vorsichtig sein, zu denen Vorkommen wie die „Belemnitenschlachtfelder" im deutschen Lias leicht verleiten können[1]). Es liegt nahe, diese Schichten, in denen sich viele tausende Rostren des Belemnites clavatus dicht gepackt vorfinden, als die ehemaligen Jagdgründe dieser Belemnitenart anzusprechen. Es ist auch die Möglichkeit nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen, daß die Anhäufungen durch den gleichzeitigen Untergang großer Schwärme entstanden sind, die auf dieselbe Weise zugrunde gingen wie die früher besprochenen Schwärme von Dosidicus gigas und Loligo Pealei in der Gegenwart. Betrachten wir aber die Art der



Fig. 75a. Handstück aus einem „Belemnitenschlachtfeld" mit Belemnites clavatus des Lias ε von Bartenbach in Schwaben. — Etwas kleiner als nat. Gr. — Original im pal. Inst. d. Wiener Universität. — Phot. F. Hafferl.

---

1) Quenstedts „Belemnitenschlachtfeld" ist eine Kalkbank im Lias Obergamma, in der viele tausende Rostren dicht gepackt nebeneinander liegen. Ein schönes Belegstück ist im Stuttgarter Naturalienkabinette aufgestellt (vgl. E. Fraas: Führer durch die Kgl. Natur.-Sammlung zu Stuttgart. — I. Die geognostische Sammlung Württembergs. 3. Auflage, 1910, p. 49); das hier abgebildete Handstück wird im paläontologischen Institute der Wiener Universität aufbewahrt.

Derartige „Belemnitenschlachtfelder", d. h. eine Anhäufung zahlreicher, nach Tausenden zählender Rostren auf kleinem Raume, treten aber auch in höheren Horizonten auf.

Lagerung in diesen „Schlachtfeldern", wie sie Quenstedt nannte, genauer, so fällt uns sofort auf, daß die Rostren fast ausnahmslos parallel zueinander in den Kalkschlamm eingebettet worden sind (Fig. 75a). Ferner liegen sie so dicht aneinander und übereinander, daß wir zu dem Schlusse gezwungen werden, daß die Tiere bereits mazeriert waren, als sie eingebettet wurden. Die parallele Lagerung spricht entschieden dafür, daß die Rostren von der Brandung an die Stelle gewälzt worden sind, an der sie fossil wurden. Ich glaube kaum, daß die „Belemnitenschlachtfelder" als die ehemaligen Jagdgründe anzusprechen sind, wie dies mit den Liasschiefern der Fall ist, in denen sich die Rostren des Cuspiteuthis acuarius finden. Wir werden am ehesten an Verhältnisse zu denken haben, die jenen ähnlich waren, welche sich noch heute an unseren Flachküsten, z. B. an der belgischen Küste, abspielen.

Der gemeine Tintenfisch lebt in großen Mengen auf den Schlammgründen am Boden des Ärmelkanals; dort gehen die Tiere zugrunde und werden nach ihrem Tode an die belgische Küste gespült und zwar sind in der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle nur mehr die Schulpen erhalten, während die Weichteile schon früher zerstört worden sind. Stellen wir uns vor, daß diese Strandsande mit ihren organischen Einschlüssen fossil werden, so müssen sie ein ähnliches Bild geben wie manche der belemnitenreichen Juraablagerungen. Es ist also sehr wahrscheinlich, daß viele Belemnitenrostren, die in gewissen Schichten der Jura- und Kreideformation überaus häufig sind, erst von der Brandung an ihren schließlichen Begräbnisplatz gerollt worden sind.

Jedenfalls ist es notwendig, bei der Deutung rein geologischer Befunde so vorsichtig als möglich zu Werke zu gehen, da sonst schwere Irrtümer über den Lebensraum fossiler Formen unvermeidlich sind. Auch über den Aufenthaltsort fossiler Organismen kann uns ebenso wie über die Bewegungsart und die Nahrungsweise nur die sorgfältige ethologische Analyse einen zuverlässigen Aufschluß bringen.

E. Schwarmleben und Einzelleben der fossilen Dibranchiaten.

Da die lebenden Dibranchiaten fast ausnahmslos gesellige Tiere sind und in der Regel in sehr individuenreichen Schwärmen auftreten, wenn es sich um nektonische oder planktonische Formen handelt, so werden wir auch für die rein nektonischen und planktonischen Typen unter den fossilen Dibranchiaten eine gesellige

Lebensweise annehmen dürfen. Da aber auch die nektobenthonischen Sepien in großen Scharen zusammenleben, so werden wir auch für die nektobenthonischen Belemniten dasselbe anzunehmen haben. Einzelleben ist nur bei den rein benthonischen Oktopoden und bei der rein benthonischen Type Sepiola beobachtet worden. Da wir aber unter den Belemniten und den übrigen fossilen Dibranchiaten keine einzige derartige Type, sondern nur nektobenthonische Formen feststellen konnten, so fällt jeder zwingende Grund weg, für irgendeinen der bisher bekannten fossilen Dibranchiaten eine isolierte Lebensweise anzunehmen.

Das stellenweise gehäufte Vorkommen der Belemnitenrostren in einzelnen Schichten der Jura- und Kreideformation spricht gleichfalls für eine Lebensweise in Schwärmen und zwar gilt dies ebensowohl für die Gruppe der ,,paxillosen" wie für die Gruppe der ,,clavaten" Belemniten. Für die Beurteilung dieser Frage ist es gleichgültig, ob der Begräbnisort mit dem Todesort und dem Wohnort der fossilen Arten zusammenfällt oder nicht. Auch die ,,Acuarii" haben jedenfalls in großen Scharen die mit Wasserpflanzen bestandenen Schlammgründe des Jurameeres bevölkert.

F. Die Futtertiere und Feinde der fossilen Dibranchiaten.

Bei der weichkörperigen Beschaffenheit der Dibranchiaten ist es nur einem besonders glücklichen Zusammentreffen von Umständen zu verdanken, wenn von einigen Exemplaren außer den Hartteilen auch die Weichteile den Fossilisationsprozeß überdauert haben. Die Untersuchung der Leibeshöhle hat jedoch nur bei einigen Exemplaren von Geoteuthis aus dem oberen Lias, bei denen auch der Inhalt des Tintenbeutels nicht selten erhalten ist, ergeben, daß sich diese Tiere von Fischen ernährten, wie die im Magen erhaltenen Reste von Fischschuppen und Gräten beweisen[1]).

Daß die fossilen Dibranchiaten einen wesentlichen Bestandteil der Nahrung verschiedener Raubfische und Reptilien bildeten, beweisen unter anderem ein Exemplar von Ichthyosaurus quadriscissus aus dem oberen Lias von Holzmaden in Württemberg, dessen Mageninhalt zum Teil aus dem Tintenbeutel und zahlreichen Häkchen eines dibranchiaten Cephalopoden besteht[2]), sowie ein Exemplar

1) K. A. von Zittel: Handbuch der Paläontologie, Bd. II, p. 518.

2) W. Branca: Sind alle im Inneren von Ichthyosaurus liegenden Jungen ausnahmslos Embryonen? Abhandl. Kgl. preuß. Akad. d. Wiss., Jahrg. 1907, p. 1—34, Taf. I. Berlin 1908. — O. Abel: Paläobiologie 1912, p. 77, Fig. 32.

von Hybodus Hauffianus aus denselben Schichten, dessen Leibeshöhle mit den dicht gepackten Rostren von mindestens 250 Belemniten erfüllt ist[1]), die nach der Bestimmung von F. Plieninger[2]) zu Belemnites tripartitus Schloth., also zur Gruppe der „Acuarii" gehören, was für die Beurteilung der Lebensweise dieser Belemniten von besonderem Interesse ist[3]), weil Hybodus eine benthonische Lebensweise führte.

Über die Nahrungsweise der Belemniten geben uns jedoch keinerlei Funde in der Leibeshöhle der wenigen besser erhaltenen Exemplare Aufschluß und wir sind somit bei der Beantwortung dieser Frage ausschließlich auf die ethologische Analyse angewiesen.

Daß die Zahl der Arme, das Vorhandensein oder das Fehlen der Tentakel und die Bewaffnung der Arme mit der Ernährungsart in engstem Zusammenhange stehen, haben wir bei der Besprechung der lebenden Dibranchiaten erörtert. Wir haben nunmehr zu untersuchen, welche Ergebnisse uns die ethologische Analyse des Armapparates der Belemniten zu liefern vermag.

I. Zahl der Arme bei den Belemniten: sechs[4]).

II. Bewaffnung der Arme: jeder Arm trägt zwei Reihen spitzer, stark gekrümmter Haken, deren Enden bei den Liasformen proximal verdickt, bei den Oxfordienformen aber zugespitzt sind[5]).

---

1) Campbell Brown: Über das Genus Hybodus und seine systematische Stellung. Paläontographica 1899—1900, Bd. XLVI, p. 163.

2) Ibidem, p. 159.

3) C. Brown meint (p. 163): „Das gefräßige Tier war augenscheinlich in einen dichten Schwarm kleinerer Belemniten geraten und hatte sich mit denselben vollgestopft. Bei der Verdauung traten dann Beschwerden ein. Belemnitenrostra sind nicht gerade besonders geeignet, die Spiralklappe im Colon eines kleinen Haifisches zu passieren, besonders wenn mehrere Hundert zu gleicher Zeit im Magen liegen. Der Tod des Haies kann nicht überraschen."

C. Brown ist sonach der Ansicht, daß die Unverdaulichkeit der Rostren als Todesursache des Haifisches anzusehen ist. Ich kann dieser Meinung nicht beipflichten. Auch die lebenden Haifische verschlucken die verschiedenartigsten, für sie unverdaulichen Gegenstände, ohne daran unmittelbar zugrunde zu gehen, wie zahlreiche Sektionsbefunde erlegter Tiere beweisen. Wenn die Rostren auch freilich die Spiralklappe nicht passieren können, so war das Tier doch zweifellos leicht imstande, die unverdauten Hartteile zu erbrechen und brauchte nicht daran zu verenden.

4) G. C. Crick: On the Arms of the Belemnite. Proceed. Malacological Society, Pl. XXIII, p. 269. London 1907.

5) G. C. Crick: l. c., p. 269.

III. Relative Länge der Arme im Verhältnisse zum Körper: ungefähr ein Fünftel der Gesamtlänge des Körpers[1]).

IV. Relative Länge der Arme untereinander: mittleres Armpaar am längsten, ventrales am kürzesten[2]).

V. Tentakel: keine beobachtet.

In den verschiedenen Rekonstruktionen des Belemnitentieres wird zumeist das Vorhandensein von Tentakeln angenommen; hiervon macht die Rekonstruktion Stromers eine Ausnahme[3]).

Um die Frage zu beantworten, ob bei den Belemniten Tentakeln vorhanden waren oder nicht, müssen wir uns die Frage vorlegen, ob bei jenen lebenden Dibranchiaten, deren „sessile" Arme mit Haken bewaffnet sind, Formen auftreten, welche hakenlose Tentakel besitzen. Wir müssen die Frage aus dem Grunde in dieser Form formulieren, weil wir ja auch von den „sessilen" Armen der Belemniten nur die Hakenreihen kennen und es immerhin möglich wäre, daß die Tiere hakenlose Tentakel besessen hätten.

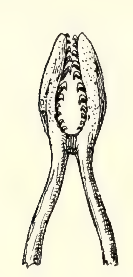


Fig. 76. Die hakenbewehrten Tentakelkeulen und die unter ihnen stehenden „Haftpolster" von Onychoteuthis Banksii, Leach, 1817. (1/2 nat. Gr.) (Nach Férussac-d'Orbigny, l. c., Pl. VII, Fig. 2; als „Onychoteuthis Bergii Lichtenst." abgebildet und beschrieben.)

Eine Zusammenstellung der Oegopsiden, deren Arme oder Tentakeln mit Haken bewaffnet sind[4]), zeigt jedoch, daß es Gattungen und Arten gibt, bei denen zwar die Tentakel, aber nicht die Arme mit Haken besetzt sind (z. B. Onychoteuthis (Fig. 76), Ancistroteuthis, Dosidicus); daß es Gattungen und Arten gibt, welche hakenbesetzte Tentakel und Arme mit Saugnäpfen und Haken tragen (z. B. Gonatus); und daß es schließlich Formen unter den lebenden Oegopsiden gibt, welche auf den Armen und Tentakeln nur Haken, und auf den Armen

1) Die beste bisher vorliegende anatomische Rekonstruktion des Belemnitentiers hat E. von Stromer für Belemnites spinatus Qu. aus dem braunen Jura Süddeutschlands entworfen (Lehrbuch der Paläozoologie, 1909, I. Teil, p. 250, Fig. 321); das Längenverhältnis zwischen Körperlänge und Länge des Armapparates, das Stromer für diesen Belemniten annimmt, dürfte auch für die Mehrzahl der übrigen Belemniten gelten.

2) G. C. Crick: l. c., p. 269.

3) E. von Stromer: l. c., p. 250.

4) A. E. Verrill: The Cephalopods of the North-Eastern Coast of America. Transactions Connecticut Academy Arts a. Sci., Vol. V, p. 250. New Haven 1878 bis 1882.

keine Saugnäpfe tragen (Enoploteuthis). Es ist aber unter den lebenden Dibranchiaten keine einzige Art bekannt, welche nur auf den Armen Haken, auf den Tentakeln dagegen Saugnäpfe tragen würde.

Dies erklärt sich daraus, daß nach den übereinstimmenden Untersuchungen aller Forscher die Haken aus der Umwandlung der Chitinringe der Saugnäpfe hervorgegangen sind, wie sich ontogenetisch nachweisen läßt[1]). Übrigens sind die Armhaken der Oegopsiden nach G. Pfeffer keinesfalls homologe Bildungen[2]). Daraus ergibt sich, daß die Entstehung der Armhaken bei den einzelnen Stämmen der Oegopsiden unabhängig erfolgt sein muß und als eine konvergente Anpassung an eine bestimmte Art der Ernährung zu betrachten ist.

Die Oegopsiden, deren Tentakeln allein oder deren Arme und Tentakeln mit Haken bewaffnet sind, gehören ohne Ausnahme zu den schnellsten Schwimmern unter den Dibranchiaten und sind als flinke Hochseeräuber bekannt. Ihre Ernährungsart ist nicht mikrophag, sondern makrophag[3]).

Wir erhalten aus dieser Analyse zwei wichtige Aufschlüsse über den Armapparat und die Ernährungsart der Belemniten:

1. Da die Arme mit kräftigen Haken bewehrt waren, so hätten nach dem Analogiegesetz auch die Tentakel Haken tragen müssen. Von solchen Tentakelhaken ist aber keine Spur bekannt, obwohl zahlreiche gut erhaltene Exemplare mit allen Armhaken vorliegen. Daraus ist zu schließen, daß den Belemniten die Tentakel gänzlich gefehlt haben.

2. Da alle hakenbewehrten lebenden Oegopsiden makrophage, schnellschwimmende Räuber waren, so ist das gleiche auch für diejenigen fossilen Belemniten und übrigen Dibranchiaten

---

1) C. Chun: Cephalopoden der Valdivia-Expedition, l. c., p. 14.

2) G. Pfeffer, l. c., 1912, p. 17.

3) Daß die Hakenbewaffnung der Arme mit der makrophagen Nahrungsweise zusammenhängt, zeigt Octopodoteuthis sicula Rüpp. (Fig. 7, p. 28), bei welcher das zweite und dritte Armpaar je etwa 30 Hakenpaare tragen; diese Haken sind aber sehr klein und unverkennbar rudimentär (ähnlich wie bei Pyroteuthis margaritifera Rüpp.); es liegt hier ein Fall vor, wo ein Enoploteuthide sekundär abyssal geworden ist. Mit dem Übergang zur mikrophagen Lebensweise gehen auch die Tentakel verloren; ontogenetisch wird dieser Reduktionsprozeß rekapituliert, so daß erst bei Erreichung einer Körperlänge von 18 mm die Jugendformen von Octopodoteuthis sicula die Tentakel verlieren. Vgl. darüber G. Pfeffer, l. c., 1912, p. 215

(z. B. Belemnoteuthis, Ostracoteuthis) anzunehmen, deren Arme kräftige, spitze Haken trugen. Ob alle Belemniten hakenbewehrt waren, entzieht sich einstweilen unserer Beurteilung.

Da die Hauptnahrung der lebenden makrophagen Dibranchiaten aus Fischen und Crustaceen besteht, so werden wir das gleiche auch für die fossilen makrophagen Dibranchiaten anzunehmen haben. Auch Medusen sind wahrscheinlich unter die wichtigsten Elemente der Nahrung der fossilen Dibranchiaten zu rechnen.

Obwohl die Mehrzahl der heute planktonisch lebenden Cephalopoden mikrophag ist, so gibt es doch auch unter ihnen makrophage Typen wie Chirothauma und Chiroteuthis. Wenn wir auch nicht mit Sicherheit aus dieser Tatsache einen Rückschluß auf die fossilen Dibranchiaten ziehen können, die nach demselben Körpertypus gebaut sind, so müssen wir doch diese Möglichkeit für Typen wie Belemnites semisulcatus offen halten.

G. Verletzungen der Belemnitenrostren.

Für die Beurteilung der Lebensweise der Belemniten sind die Verletzungen, welche an den Rostren zahlreicher Belemnitenarten zu beobachten sind, von großer Bedeutung[1]). Schon vor langer Zeit ist diesen Erscheinungen Aufmerksamkeit geschenkt worden und es liegen schon aus den Jahren 1841 und 1842 wichtige Mitteilungen über diese „Deformationen" der Belemnitenrostren von J. Duval-Jouve[2]) und A. d'Orbigny[3]) vor; sie sind auch noch

---

1) Mit solchen Verletzungen dürfen die Verquetschungen und Zerrungen nicht verwechselt werden, welche die fossilen Überreste durch den Gesteinsdruck oder die Gesteinszerrung erlitten haben. Auf Gesteinsdruck gehen z. B. die Verdrückungen der frisch angesetzten „Spieße" des Cuspiteuthis acuarius aus dem schwäbischen Lias zurück, auf Gesteinszerrung die Auseinanderreißung von Belemnitenrostren in zahlreiche trommelförmige Fragmente, wie sie z. B. die Belemniten aus dem Liasschiefer von Mariathal in den Kleinen Karpathen oder aus den Oberjurakalken der Schweiz zeigen. Hingegen ist die von Quenstedt im „Jura" abgebildete Umbiegung der Rostrumspitze eines Cuspiteuthis acuarius (Der Jura, Taf. XXI, Fig. 12, p. 174) als eine Verletzung zu betrachten. Die Deformierungen des Rostrums von Belemnites subfusiformis, welche J. Duval-Jouve in der unten zitierten Abhandlung auf Pl. X, Fig, 25 und 26 abbildet, sind eine Folge der Gesteinszerrung und nicht zu Lebzeiten des Tieres erworben.

2) J. Duval-Jouve: Belémnites des Terrains crétacés inférieurs des environs de Castellane (Basses-Alpes). Acad. des Sciences, 30. Aout 1841, Pl. X, p. 69. Paris 1841.

3) A. d'Orbigny: Paléontologie française. Terr. jurassiques. Vol. I, p. 61 bis 67. Paris 1842.

später gelegentlich erwähnt worden, ohne daß man aber dem Problem der Lebensweise der fossilen Dibranchiaten auf diesem Wege näher zu kommen versucht hätte. Bei der Diskussion über die Lebens-

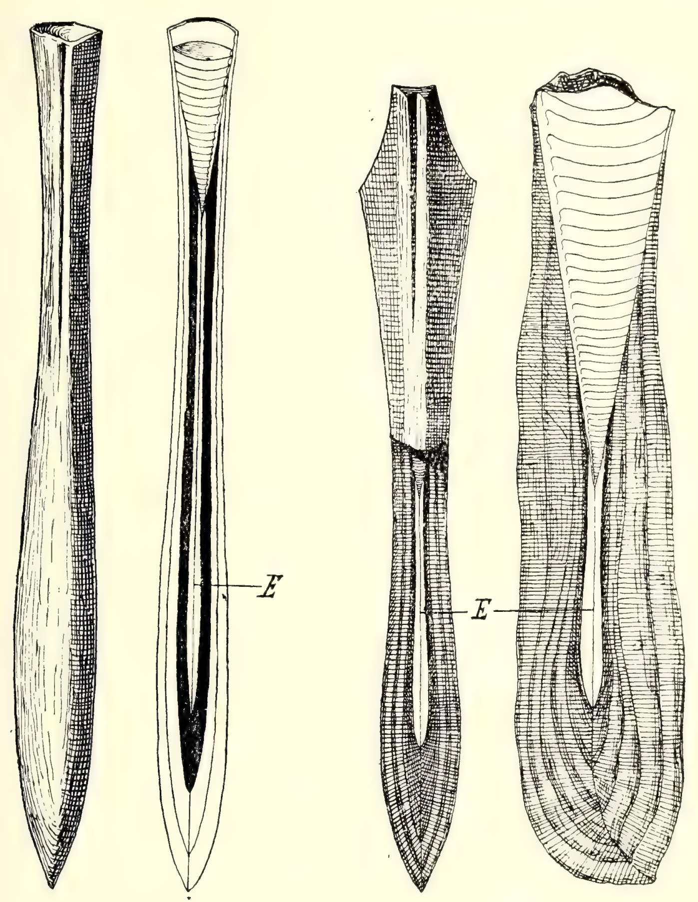


Fig. 77. Fig. 78.

Fig. 77. Ventralansicht und Längsschnitt durch das Rostrum von Hibolites subfusiformis, Raspail, 1829. ($^3/_4$ nat. Gr.) — Fundort: Castellane (Basses-Alpes). — Geologisches Alter: Neokom (Unterkreide). — (Nach J. Duval-Jouve, l. c., Pl. IX, Fig. 1.) — E = Embryonalrostrum.

Fig. 78. Ventralansicht und Ventralschnitt (links) und Längsschnitt (rechts) durch das Rostrum von Duvalia dilatata, Blainville, 1827. ($^3/_4$ nat. Gr.) — Fundort: Castellane (Basses-Alpes). — Geologisches Alter: Neokom (Unterkreide). — (Nach J. Duval-Jouve, l. c., Pl. IV, Fig. 3.) — E = Embryonalrostrum.

weise der fossilen Cephalopoden, welche im Jahre 1902 in der Deutschen Geologischen Gesellschaft stattfand, sind diese Verletzungen überhaupt nicht erörtert worden. Sie sind aber nicht nur

für die Frage der Lebensweise der Belemniten von großer Bedeutung, sondern ganz besonders für die Frage des Wechsels der Lebensweise im Laufe der ontogenetischen Entwicklung einzelner Arten, wie im folgenden auseinandergesetzt werden soll.

Unter den Belemnitenarten, bei denen Rostrumverletzungen häufiger zu beobachten sind, steht der zuerst von Raspail[1]) und später von Duval-Jouve beschriebene Belemnites subfusiformis[2]) an erster Stelle. Diese Art tritt in großen Mengen in den neokomen Schichten von Castellane in den Basses-Alpes auf.

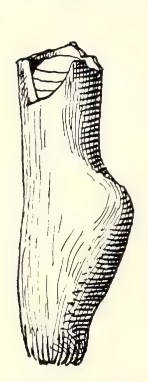


Fig. 79.

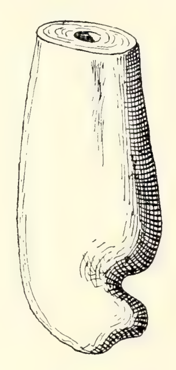


Fig. 80.

Fig. 79. Verletztes, disloziertes und unter Kallusbildung schlecht verheiltes Rostrum von Hibolites subfusiformis, Raspail, 1829, von der Seite gesehen. (Nat. Gr.) — Fundort: Castellane (Basses-Alpes). — Geologisches Alter: Neokom. — (Nach J. Duval-Jouve, l. c., Pl. X, Fig. 24.)

Fig. 80. Verletztes und wieder verheiltes Rostrum von Duvalia dilatata, Blainville, 1827, von der rechten Seite gesehen. ($^3/_4$ nat. Gr.) — Fundort: Castellane (Basses-Alpes). — Geologisches Alter: Neokom (Unterkreide). — (Nach J. Duval-Jouve, l. c., Pl. IV, Fig. 8, p. 56.)

Schon die Außenansicht der „deformierten“ Rostren, welche Duval-Jouve richtig als pathologische Bildungen der Rostren des Belemnites subfusiformis erkannt hat, die keinesfalls zur Unterscheidung selbständiger Arten berechtigen, zeigt in einigen Fällen vollkommen klar, daß Verletzungen des Hinterendes die Ursache dieser Verbildungen sein müssen, welche unter Bildung eines Kallus wieder verheilten. Einen genaueren Aufschluß über die Natur dieser Verletzungen und die Art ihrer Heilung kann natürlich nur ein Schnitt durch das betreffende Rostrum bringen; Duval-Jouve hat eine Anzahl derartiger Schnitte ausgeführt und die sich darbietenden Erscheinungen durch treffliche Abbildungen erläutert. Hierbei hat sich ergeben, daß die Verletzungen ausnahmslos in ein sehr frühes Jugendstadium fallen und daß sie in verschiedener Weise verheilten. Manchmal verheilten die Verletzungen so vollkommen, daß die Außenansicht des Rostrums keine Spur der in der Jugend er-

1) Raspail: Histoire naturelle des Bélemnites. Annales des Sciences d'Observation, No. de fevrier 1829, p. 55. Paris 1829.

2) J. Duval-Jouve: l. c., Pl. IX und X, p. 66—72.

littenen Verletzung erkennen läßt (Fig. 85a); nur bei sehr schweren Frakturen konnten die Folgen der in der Jugend erlittenen Verletzungen auch durch die Anlagerung der späteren Anwachsschichten nicht mehr ausgeglichen werden (Fig. 85b).

Betrachten wir die Frakturen der Rostren von Belemnites subfusiformis eingehender, so sehen wir, daß es sich in einigen Fällen nur um eine Fraktur mit geringer Seitenverschiebung (Dislokation) des abgebrochenen Stückes handelt; derartige Brüche sind unter schwacher Kallusbildung verheilt und die Deformation durch die späteren Anwachsschichten ausgeglichen worden, so daß im späteren Lebensalter äußerlich keine Spur der erlittenen Verletzung wahrzunehmen ist (Fig. 85a). Ebenso sind auch jene Frakturen ohne

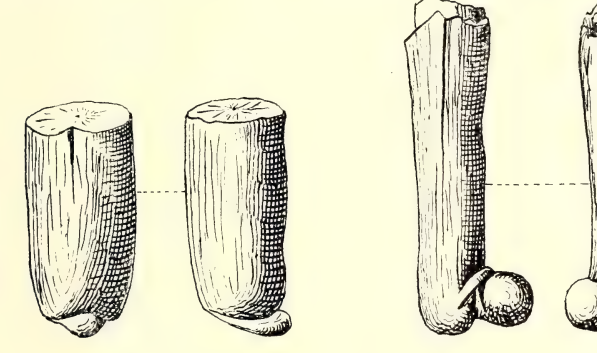


Fig. 81. Zwei verletzte und wieder verheilte Rostren (in je zwei Ansichten) von Hibolites subfusiformis, Raspail, 1829. (Nat. Gr.) — Die Rostren sind unter Kallusbildung schlecht verheilt und stark deformiert. — Fundort: Castellane (Basses-Alpes). — Geologisches Alter: Neokom. — [Nach J. Duval-Jouve, l. c., Pl. X, Fig. 14 (linke Fig.) und Fig. 18 (rechte Fig.).]

äußerliche Deformierung verheilt, bei denen das abgebrochene Stück des Rostrums vollständig verloren ging; solche Rostren unterscheiden sich von normalen nur durch ihre ungewöhnliche Kürze (Fig. 83a). Sind dagegen die Fragmente im Zusammenhange verblieben und waren sie sehr stark disloziert, so konnten die Deformationen auch durch die Ablagerung zahlreicher späterer Anwachsschichten nicht mehr ausgeglichen werden, wie besonders ein Exemplar mit doppelter Fraktur zeigt, das von Duval-Jouve abgebildet worden ist (Fig. 85b).

Obwohl derartige Verletzungen der Rostren bei verschiedenen Belemniten zu beobachten sind, so bleiben sie doch im allgemeinen nur seltene Erscheinungen mit einziger Ausnahme der merkwürdigen Duvalien, wo analoge Deformationen wie bei Belemnites sub-

fusiformis bei Duvalia urnula Duv., Duvalia hybrida Duv. (Fig. 82), Duvalia dilatata Blainville (Fig. 80) und Duvalia lata Blainville (Fig. 84) beobachtet worden sind und nicht sehr selten auftreten.

Das Embryonalrostrum der Duvalien ist ebenso wie das des Belemnites subfusiformis nach dem Typus der Clavirostriden gebaut. Um die blasige Embryonalkammer des Phragmokons legt sich eine schüsselförmige Erweiterung des außerordentlich langen, schlanken, am Hinterende keulenförmig verdickten Embryonalrostrums; während jedoch bei den meisten Clavirostriden die späteren Anwachsschichten des Rostrums den Umrissen des Embryonalrostrums konzentrisch folgen, wie dies beim typischen Belemnites clavatus des Lias, Belemnites hastatus des Oxfordien, Belemnites semisulcatus des Kimmeridge und Tithon, Belemnites (Hibolites) subfusiformis des Neokom usw. der Fall ist, wachsen die Anwachsschichten bei Duvalia außerordentlich stark in medianer Richtung des Rostrums an und neigen zur Bildung sehr unregelmäßig ge-

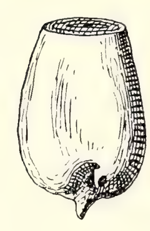


Fig. 82. Verletztes und wieder verheiltes Rostrum von Duvalia hybrida, Duval, 1842. (Nat. Gr.) — Die Verletzung scheint das Embryonalrostrum am Hinterende getroffen und median gespalten zu haben; so würde sich die Gabelung des Rostrumendes erklären, welche an die bei dem Regenerationsprozeß entstehende Spaltung des Schwanzes erinnert, die bei niederen Wirbeltieren experimentell erzeugt werden kann. — (Kopie nach J. Duval-Jouve, l. c., Pl. III, Fig. 16.)

stalteter, plumper Formen, die sich im voll ausgewachsenen Zustand durchaus von den eleganten, schlanken Rostrumformen der früher genannten Typen unterscheiden.

Ein derartiger durchgreifender Wechsel der Form des Rostrums muß mit einem durchgreifenden Wechsel der Funktion des Rostrums Hand in Hand gehen und kann daher nur durch einen Wechsel der Lebensweise bedingt sein. Wir haben bei Cuspiteuthis acuarius und bei Mucroteuthis giganteus einen derartigen Wechsel der Lebensweise nachweisen und auch für gewisse Typen aus der Gruppe der Clavirostriden, wie z. B. für Acroteuthis aus dem Neokom einen Wechsel der Rostrumfunktion feststellen und aus ihm einen Wechsel der Lebensweise erschließen können, der im Laufe des Lebens eingetreten sein muß. In diesen Fällen haben wir die Ursachen der Formveränderungen verschieden gedeutet; während Cuspiteuthis und Mucroteuthis in der Jugend nektobenthonisch lebten und ihr Rostrum als Grabstachel benützten, gingen sie im späteren Lebens-

alter zur nektonischen Lebensweise über und gebrauchten das enorm verlängerte Rostrum als Pflug durch die submarinen Tangwälder. Dagegen führten die Arten der Gattung Acroteuthis in der Jugend eine planktonische Lebensweise und gingen im späteren Lebensalter zur nektobenthonischen Lebensweise über, wobei sie ihr nunmehr massives, plumpes Rostrum als Grabstachel verwendeten. Jene Arten jedoch, welche den Typus des Rostrums von Belemnites clavatus beibehielten, müssen ihr ganzes Leben hindurch dieselbe

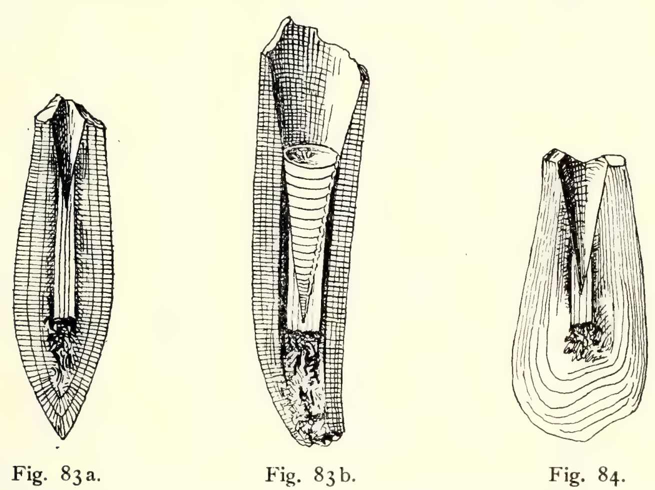


Fig. 83a. Fig. 83b. Fig. 84.

Fig. 83. Längsschnitte durch zwei verletzte und wieder verheilte Rostren von Hibolites subfusiformis, Raspail, 1829. (Nat. Gr.) — Die Embryonalrostren sind nahe ihrer Ansatzstelle an den Phragmokon abgebrochen; in dem einen Falle (Fig. 83a) ist das Rostrum nach einer Kallusbildung bis zur neugebildeten Spitze verheilt, blieb aber kürzer als ein normales (z. B. Fig. 77); im zweiten Falle (Fig. 83b) heilte die Rostrumspitze nicht völlig aus. — Fundort: Castellane (Basses-Alpes). — Geologisches Alter: Neokom. — (Nach J. Duval-Jouve, l. c., Pl. X, Fig. 20 und 13.)

Fig. 84. Längsschnitt durch ein im Zustande des Embryonalrostrums abgebrochenes und später verheiltes Rostrum von Duvalia lata, Blainville, 1827. (Nat. Gr.) — Fundort: Castellane (Basses-Alpes). — Geologisches Alter: Neokom (Unterkreide). — (Nach J. Duval-Jouve, l. c., Pl. VI, Fig. 10.)

Lebensweise geführt haben, welche die lebende Oegopsidengattung Chirothauma führt, nämlich eine planktonische, wobei dem Rostrum keine andere Aufgabe als die eines Schwebeapparates zufallen konnte.

Diese auf dem Wege der paläobiologischen Analyse der Dibranchiaten gewonnene Erkenntnis liefert uns den Schlüssel zur Lösung des Problems der Lebensweise der Duvalien und der Entstehung der merkwürdigen, für diese Gruppe und für die Gruppe des Hibolites subfusiformis so charakteristischen Frakturen der Rostren.

Daß Verletzungen, wie sie die zahlreichen deformierten Rostren des Hibolites subfusiformis aufweisen, nur traumatischer Natur sein können, bedarf kaum einer näheren Begründung. Frakturen, wie sie das in Fig. 85b abgebildete Rostrum sowie die Rostren in Fig. 79, 81, 83, 85a zeigen, können nur durch gewaltsam herbeigeführte Beschädigungen des Hinterendes des Tieres entstanden sein. Bei Hochseetieren sind solche Verletzungen nur dann möglich, wenn sie entweder in Kämpfen zwischen Artgenossen erlitten werden[1]), wie bei dem Pottwal (Physeter macrocephalus) oder bei verschiedenen Schnabelwalen (bei dem lebenden Ziphius cavirostris und dem lebenden Mesoplodon bidens oder bei dem fossilen Choneziphius planirostris) oder bei dem lebenden Grampus griseus, einem Hochseedelphin; oder es können solche Verletzungen auch die Folge von Angriffen verschiedener Raubtiere sein, denen die angegriffenen Tiere mit Verlust eines Körperteils noch zu entrinnen vermochten, wie die wiederholt beobachteten verheilten Verletzungen verschiedener Hochseefische usw.

Fig. 85a.

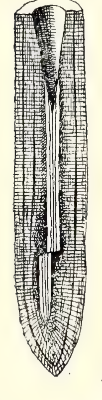


Fig. 85b.

Fig. 85. Verheilte Rostrumbrüche zweier Individuen von Hibolites subfusiformis, Raspail, 1829. ($^3/_4$ nat. Gr.) — Oben: Längsschnitt durch ein Rostrum, dessen Embryonalrostrum gebrochen, disloziert und unter Kallusbildung verheilt ist. Die späteren Anwachsschichten haben die Deformation ausgeglichen. Unten: Längsschnitt und Ventralansicht eines zweiten Exemplars. Das doppelt gebrochene Embryonalrostrum ist stark disloziert und die späteren Anwachsschichten haben die Deformierung nicht verwischen können. — Fundort: Castellane (Basses-Alpes). — Geologisches Alter: Neokom (Unterkreide). — [Nach J. Duval-Jouve, l. c., 1842, Pl. X, Fig. 13 (obere Figur), Fig. 17 (die beiden unteren Figuren).]

zeigen. Beide Möglichkeiten kommen jedoch für diese Belemniten nicht in Betracht. Die Rostrumfrakturen können jedoch kaum als Kampfverletzungen zwischen Artgenossen angesehen werden und ebenso kommen auch Verletzungen durch die Angriffe räuberischer Tiere in Wegfall, da es sich in allen beobachteten Fällen um die Verletzung des Hinterendes des Rostrums handelt und sich das angegriffene Belemnitentier jedenfalls in derselben Weise wie die lebenden Dibranchiaten durch eine rasche Fluchtbewegung nach hinten

1) O. Abel: Paläobiologie der Wirbeltiere, 1912, p. 583 und 592 ff.

dem drohenden Angriff entzogen haben wird, wobei eine Verletzung des Körperendes bei einem Hochseebewohner kaum denkbar ist.

Es bleibt somit als die einzige Erklärungsursache der Rostrumverletzungen bei den Belemniten der unteren Kreide und bei den anderen sonst noch beobachteten Fällen nur das Anstoßen an feste Objekte des Meeresbodens oder der Küste übrig. Von diesen beiden Möglichkeiten ist aber die zweite gleichfalls auszuschalten, da jene Tiere, welche mit so großer Gewalt von der Brandung an die Küste geworfen werden, daß sie dabei ernstlich beschädigt werden, kaum mehr die offene See zu erreichen vermögen, sondern an der Küste verenden. Die Ausheilung der Rostrumfrakturen zeigt jedoch, daß die betroffenen Tiere auch nach der erlittenen Verletzung jedenfalls noch längere Zeit weiterlebten; daß es sich nicht um vereinzelte, seltene Ereignisse handelt, beweist die relativ große Zahl der beobachteten verheilten Verletzungen.

Die einzige Erklärung für die Entstehungsursache der Rostrumfrakturen bleibt somit das Anstoßen an feste Objekte des Meeresbodens.

Wie ist aber dieses Ergebnis mit der Feststellung in Einklang zu bringen, daß die Clavirostriden mit langem, schlanken, keulenförmigen Rostrum eine planktonische Lebensweise führten? Da ja nur die Embryonalrostren von Hibolites subfusiformis oder der Duvalien Bruchverletzungen zeigen, scheint der Erklärungsversuch der Bruchverletzungen der Annahme einer planktonischen Lebensweise geradezu zu widersprechen[1]).

Die Lösung ist folgende.

Wie die Rostrumformen der erwachsenen Duvalien zeigen, sind diese Belemniten in einem bestimmten Zeitpunkte ihres Lebens von der planktonischen Lebensweise zur benthonischen übergegangen. Dieser Übergang hat nun schon in einer Zeit begonnen, zu der das Rostrum noch relativ zart und bei heftigen Stößen gegen feste Objekte der Bruchgefahr mehr ausgesetzt war als die massiveren, plumper gebauten Rostren der erwachsenen und alten Tiere, welche niemals Frakturen aufweisen.

Hibolites subfusiformis ist eine außerordentlich variable Belemnitentype. Wir finden neben den im erwachsenen Zustande

1) Die Bruchverletzungen des Gladius aller bisher untersuchten Exemplare der planktonisch lebenden Chirothauma imperator (vgl. p. 178) sind jedenfalls durch die Beschädigungen zu erklären, welche die Exemplare beim Fange erlitten haben.

keulenförmigen Rostren, welche am häufigsten sind, auch plumpe Rostren vom Aussehen eines Belemnites paxillosus; beide Extreme sind durch Übergänge verbunden. Hier scheint ein Fall vorzuliegen, in welchem das Tier erst im Begriffe war, in einem bestimmten Lebensalter von der planktonischen Lebensweise zur benthonischen überzugehen, die zunächst die Entstehung eines nach dem Typus von Acroteuthis gebauten Rostrums bedingen würde. Vielleicht haben wir hier Erscheinungen vor uns, die mit den merkwürdigen Kampfverletzungen der erwachsenen Männchen des erloschenen Solitärs von Rodriguez, dem flugunfähig gewordenen Vogel Pezophaps solitarius, in Parallele zu stellen sind, dessen Nestjunge an verschiedenen Stellen der bei alten Tieren am meisten von Verletzungen betroffenen Flügelknochen Exostosen aufweisen. In beiden Fällen würde es sich um noch nicht durch Vererbung gefestigte Anpassungen an eine bestimmte Lebensweise handeln.

Jedenfalls ist diese Frage von so großem allgemeinen Interesse, daß sie verdient, näher im Auge behalten zu werden.

V. Die Rekonstruktion des Belemnitentieres.

Seitdem Miller den Bau und die systematische Stellung der Belemniten in den Grundzügen festgestellt hatte, sind zu wiederholten Malen Rekonstruktionen des Belemnitentieres versucht worden. Bevor durch die Untersuchungen Cricks die Zahl, Länge und Bewaffnung der Arme sichergestellt worden war, bewegten sich die Rekonstruktionsversuche ausnahmslos in der Vorstellung, daß das Belemnitentier acht bis zehn Arme besessen habe und daß zwei Arme zu Tentakeln nach Analogie der lebenden Oegopsiden oder Myopsiden spezialisiert gewesen seien. Ausnahmen in dieser Hinsicht macht nur die Owensche Rekonstruktion mit acht gleichlangen Armen und der von Huxley im Jahre 1864 durchgeführte Rekonstruktionsversuch, in dem zehn ungefähr gleichlange Arme zur Darstellung gebracht sind. Einige der wichtigsten dieser Rekonstruktionsversuche sollen im folgenden eingehender besprochen werden.

Der älteste Rekonstruktionsversuch eines Belemnitentieres scheint von Buckland[1]) entworfen worden zu sein. Er ist mir

1) W. Buckland: Bridgewater Treatise, Pl. LXI, Fig. 1. Ich entnehme dieses Zitat der weiter unten angeführten Monographie von J. Phillips, p. 24.

nicht zugänglich gewesen und ich muß mich daher auf die Wiedergabe der Äußerungen beschränken, welche J. Phillips über diese Rekonstruktion mitgeteilt hat. Die in „Bridgewater Treatise" veröffentlichte Rekonstruktion zeigt nach Phillips einen Belemniten mit Trichter, Tintenbeutel und „posterior latero-caudal fins". Der Armapparat bestand nach der Auffassung Bucklands aus vier Armpaaren, von denen eines länger war und kreisrunde Saugnäpfe trug. In der späteren Literatur habe ich diese Rekonstruktion mit Ausnahme der Monographie von J. Phillips nicht mehr erwähnt gefunden.

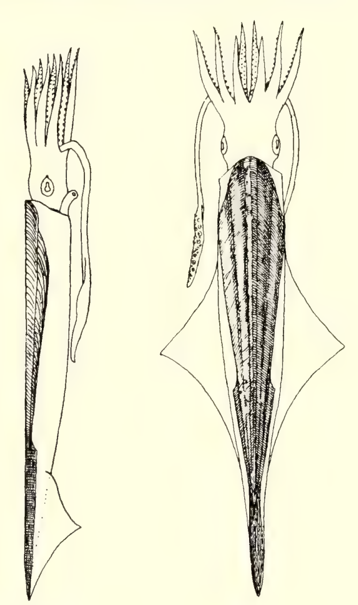


Fig. 86. Fig. 87.

Fig. 86. A. d'Orbignys Rekonstruktion des Belemnitentieres (1840). — Seitenansicht mit eingezeichnetem Innenskelett. — (Nach A. d'Orbigny, Paléontologie française. Terrains crétacés, Pl. I, p. 33. Paris 1840.)

Fig. 87. A. d'Orbignys Rekonstruktion des Belemnitentieres (1842). — Dorsalansicht mit eingezeichnetem Innenskelett. — (Nach A. d'Orbigny, Paléontologie française. Terrains jurassiques, T. I, Pl. II, Fig. 1. Paris 1842.) — Die acht sessilen Arme trugen nach der Vorstellung des Autors je zwei Reihen Saugnäpfe und ebenso sollen die Tentakelkeulen mit Saugnäpfen besetzt gewesen sein.

Im Jahre 1840 entwarf d'Orbigny[1]) eine Rekonstruktion des Belemnitentieres und nahm dabei an, daß der Gesamteindruck des Tieres die größte Ähnlichkeit mit dem lebenden Ommatostrephes besessen haben müsse. Dieser Annahme entsprechend, zeichnete d'Orbigny in der Seitenansicht des Tieres ein Paar dreieckiger Terminalflossen ein und fügte einem Kranze von acht ungefähr gleichlangen sessilen Armen auch ein Tentakelpaar hinzu. Alle Arme trugen nach der Annahme d'Orbignys zwei Reihen Saugnäpfe.

Ist auch die d'Orbignysche Rekonstruktion in vielen Einzelheiten abzuändern, so ist sie doch ohne Zweifel diejenige, die unserer Auffassung am nächsten kommt. Sie hat eben, zum Unterschiede von den meisten späteren Rekonstruktionen, das lebende Tier zur Grundlage genommen und auf diese Weise schon im Jahre 1840 einen

1) A. d'Orbigny: Paléontologie française. Terrains crétacés, Pl. I, p. 33—34. Paris 1840.

Grad der Wahrscheinlichkeit erreicht, der auch unserer heutigen strengeren Kritik noch Stand zu halten vermag, was für die Mehrzahl der späteren Phantasiegebilde nicht gilt.

J. Duval-Jouve hat 1841[1]) diese Rekonstruktion d'Orbignys in seine vorzügliche, auch heute noch sehr wertvolle Monographie der Belemniten aus der unteren Kreide von Castellane in den Basses-Alpes aufgenommen und nur ausdrücklich betont, daß nach seiner Ansicht die Endflossen nicht bis an das äußerste Ende des Tieres gereicht haben können, da sonst die Verletzungen unverständlich wären, welche viele Rostren, z. B. zahlreiche Exemplare des Belemnites subfusiformis zeigen.

Ein Jahr nach dem Erscheinen der Monographie von Duval-Jouve erschien der erste Band der „Terrains jurassiques" in der „Paléontologie française" d'Orbignys. Hier teilte d'Orbigny eine Abänderung der im ersten Bande der „Terrains crétacés" veröffentlichten Rekonstruktion mit, in der die Flossen nicht mehr wie im ersten Versuche terminal, sondern lateral und zwar ungefähr in der halben Länge des Mantels stehen[2]) (Fig. 87).

Im Jahre 1843 entwarf R. Owen[3]) eine sehr merkwürdige Rekonstruktion des Belemnitentieres, welche acht gleichlange Arme und zwei halbkreisförmige, einander gegenüberstehende Lateralflossen zur Darstellung bringt, die ungefähr in der Mitte des Mantels angeheftet waren. Der Mantel bildete nach der Vorstellung Owens keinen dichtschließenden Ring um den Kopf, sondern stand ziemlich weit von demselben ab (Fig. 88).

In dieser Rekonstruktion sowie in der Owenschen aus dem Jahre 1844[4]) erscheint das Belemnitentier mit hakentragenden

---

1) J. Duval-Jouve: Belémnites des Terrains crétacés inférieurs des Environs de Castellane (Basses-Alpes), considérés géologiquement et zoologiquement, avec la description de ces Terrains. Académie des Sciences, Pl. VII, p. 20, Fig. 10. Paris 1841.

2) A. d'Orbigny: Paléontologie française. Terrains oolitiques ou jurassiques, I. Teil, Pl. II, Fig. 1. Paris 1842.

3) R. Owen: On Cephalopods with Chambered Shells. Being the Twenty-third of the Hunterian Lectures delivered at the Royal College of Surgeons, May 1843, Fig. 133, p. 22. — Die Lage der Flossen bei einem fossilen Rest aus dem Jura Englands soll die Richtigkeit der Duvalschen Ansicht von der Lage der Flossen beweisen; diese allgemeine Fassung ist jedoch unrichtig.

4) R. Owen: A Description of Certain Belemnites, preserved with a Great Portion of their Soft Parts in the Oxford-Clay. Philosophical Transactions, Part I, Pl. V. London 1844.

Armen dargestellt und zwar scheint für diese Auffassung der Fund von Belemnoteuthis antiqua Pearce maßgebend gewesen zu sein,

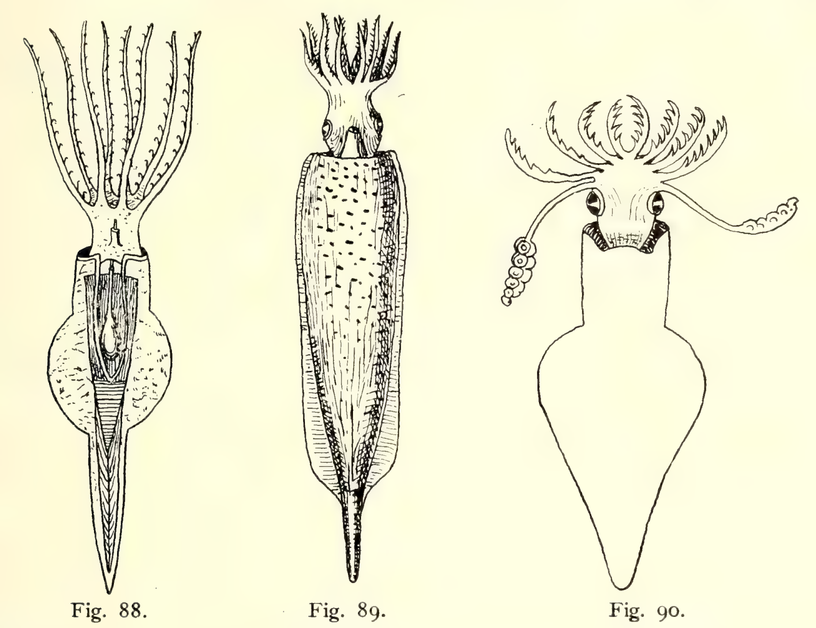


Fig. 88. Fig. 89. Fig. 90.

Fig. 88. R. Owens Rekonstruktion des Belemnitentieres (1843). — Ventralansicht mit eingezeichnetem Innenskelett. — (Nach R. Owen, 23. Hunterian Lect., Royal Coll. of Surgeons, 1843, Fig. 133, p. 22.) — Die Gesamtgestalt des Körpers unterscheidet sich durch ihre abenteuerlich verzerrten Umrisse von allen lebenden Dibranchiaten; zu einer solchen Annahme liegt nicht der geringste Grund vor. Die Annahme von der Länge der Arme und ihrer Hakenbewaffnung ist durch den Armapparat von Belemnoteuthis antiqua beeinflußt. Das Rostrum ist nach der Ansicht Owens von einer verhältnismäßig dicken Mantelschicht umgeben gewesen.

Fig. 89. Th. H. Huxleys Rekonstruktion des Belemnitentieres (1864). — Ventralansicht. — (Nach einer Reproduktion der Originalzeichnung in K. A. Zittels Handbuch der Paläozoologie 1884, Bd. II, p. 502, Fig. 686a). — Der Armkranz ist nach Belemnoteuthis antiqua rekonstruiert und viel kürzer als in der Owenschen Rekonstruktion. Der Mantel wird seiner ganzen Länge nach bis zum Ansatze des frei endenden Rostrums von einem lateralen Hautsaum begleitet, der im letzten Körperdrittel seine größte Breite erreicht. Der Kopf ist auffallend klein.

Fig. 90. J. Phillips' Rekonstruktion des Belemnitentieres (1865). — Dorsalansicht. — Der Mantel ist in seinem hinteren Teile von einer lanzenspitzenartigen Flosse umsäumt, die entfernt an jene der Loligo media erinnert. Die acht sessilen Arme sind sehr kurz und mit auffallend derben Haken bewehrt; sie erscheinen geradezu gesägt. Die Tentakel sind nach der Meinung von J. Phillips mit halbkugeligen Saugnäpfen bewehrt gewesen. — (Nach J. Phillips, l. c., 1865, Diagr. 15, p. 24.)

worauf schon J. Phillips 1865 hinwies. In der etwas späteren Rekonstruktion, die Th. H. Huxley 1864[1]) entwarf, trägt das

1) Th. H. Huxley: On the Structure of Belemnitidae, with a Description of a more complete Specimen of Belemnites than hitherto know, and on an Account

Belemnitentier zehn ungefähr gleich lange Arme; daß auch für diese Rekonstruktion der Fund von Belemnoteuthis antiqua von bestimmendem Einfluß war, zeigt die Annahme eines schmalen lateralen Flossensaumes für das Belemnitentier, da man zu dieser Zeit fälschlich annahm, daß Belemnoteuthis antiqua einen solchen besaß, während dies unmöglich der Fall gewesen sein kann, wie ich schon früher dargelegt habe. Diese Rekonstruktion ist auch noch in späterer Zeit vielfach reproduziert worden, so z. B. in Zittels „Handbuch der Paläozoologie"[1]) (Fig. 89).

J. Phillips nahm 1865[2]) an, daß die Belemniten acht hakenbewehrte Arme und außerdem zwei Tentakel mit je einer Keule besessen haben, welche in seiner Skizze auffallend große Saugnäpfe trägt (Fig. 90). Die Flossen besaßen nach dieser Darstellung eine Gestalt, die an Loligo erinnert, worauf auch Phillips ausdrücklich hinweist. Obwohl Phillips die Kürze der Arme im Verhältnis zum Körper besonders hervorhebt, so sind sie doch, wenigstens im Verhältnisse zum Mantel, viel zu groß gezeichnet und die Darstellung der Haken auf den sessilen Armen unrichtig, da dieselben zu plump, zu lang und zu wenig zahlreich sind. Die Flosse umschließt den hinteren Teil des Körpers vollständig, während das Rostrum nach der Zeichnung Huxleys frei aus dem Mantel vorstand und die Flossen von der Austrittsstelle des Rostrums aus dem Mantel endeten.

In der Rekonstruktion des Belemnitentieres, die in dem populären Buche „Vor der Sündfluth" von O. Fraas aus dem Jahre 1866[3]) wiedergegeben ist, erscheint das Belemnitentier in Schwimmstellung[4]). Von den fünf Armpaaren ist nach der Ansicht von O. Fraas eines zu langen Tentakeln ausgebildet gewesen; die Ten-

---

of a New Genus of Belemnitidae Xiphoteuthis. Memoirs of the Geological Survey of the United Kingdom: Figures and Descriptions of British Organic Remains. Monograph II. London 1864.

Der Nachweis, daß die Belemniten hakentragende Arme besaßen, gelang zuerst an einigen Exemplaren, die Mr. Day im Lias von Lyme Regis auffand. Zwei derselben sind bei Huxley (l. c.) abgebildet.

1) K. A. v. Zittel: Handbuch der Paläozoologie, Bd. II, 1884, Fig. 686a, p. 502.

2) J. Phillips: A Monograph of British Belemnitidae. Palaeont. Soc., Diagr. 15, p. 24. London 1865.

3) O. Fraas: „Vor der Sündfluth!" p. 274, Fig. 95. Stuttgart 1866.

4) Die in Fig. 91 reproduzierte Abbildung ist hier zum leichteren Vergleiche mit den anderen Rekonstruktionen senkrecht gestellt.

takelkeulen sowie alle übrigen Arme sind mit Saugnäpfen bewaffnet. Die Flossen stehen lateral etwa in halber Körperlänge und springen in Gestalt eines scharfspitzigen Dreiecks mit breiter Basis vor. Das Körperende endet spitz und zwar erscheint das Rostrum mit einem dünnen Überzug, der vom Mantel gebildet wird (Fig. 91).

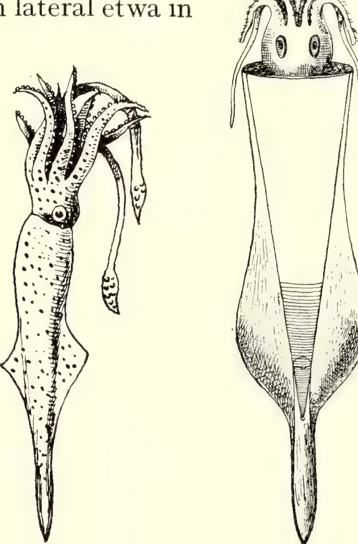


Fig. 91. Fig. 92.

Fig. 91. O. Fraas' Rekonstruktion des Belemnitentieres (1866). — Seitenansicht. — (Nach einer Zeichnung von Delahayes in O. Fraas': „Vor der Sündfluth!", Fig. 95, p. 274.) — Die acht sessilen Arme sind nicht mit Haken, sondern mit Saugnäpfen bewehrt, ebenso auch die Keulen der Tentakel. Die Arme sind ungefähr halb so lang als der Mantel, der in der Mitte eine lateral stehende, dreieckige Flosse trägt, während das Rostrum keinen Flossensaum besitzt.

Fig. 92. F. A. Quenstedts Rekonstruktion des Belemnitentieres (1849). — Dorsalansicht. — In dieser Rekonstruktion, welche die abenteuerlichste von allen bisher vorliegenden darstellt, fällt zunächst die in der Zeichnung durch Schattierung gekennzeichnete blasige Auftreibung des mittleren Mantelabschnittes auf. Die Augen liegen, einander stark genähert, auf der Oberseite des Kopfes, der von der weiten Mantelöffnung umhüllt wird. Die hakenbewehrten Arme sind sehr zart und dünn; ihre Länge ist nicht in bestimmter Größe angenommen, da sie nur als Stümpfe gezeichnet sind, ebenso wie die wurmförmigen Tentakel. — (Nach F. A. Quenstedt, l. c., 1849, Taf. XXIII, Fig. 16, p. 391.)

Diese Rekonstruktion zeigt in vielen Punkten eine Übereinstimmung mit der Rekonstruktion des Belemnitentieres, welche d'Orbigny im Jahre 1842 entwarf (Fig. 87), unterscheidet sich aber von dieser namentlich dadurch, daß bei ihr der Kopf samt den Armen ungefähr ein Drittel der ganzen Körperlänge beträgt, während in der Rekonstruktion d'Orbignys der Kopf und die Arme nur den vierten Teil der Gesamtlänge erreichen. O. Fraas sagt über diesen Rekonstruktionsversuch folgendes[1]:

„Scheide und Alveole sind begreiflich nicht sichtbar, sie stecken in der Medianlinie der Schulpe, die nach Art der Sepien mit zwei Flossen gezeichnet ist. In der Schulpe steckt, wie in einem Sacke, das Weichtier, das nur mit seinem Kopf aus dem Sacke schaut und seine 8 oder 10 Fangarme herausstreckt. Das restaurierte Belemnitentier ist der Sepia nachgebildet und ist eben im Schwimmen begriffen, das auf

1) O. Fraas: Ebenda, p. 275.

dieselbe Weise wie beim Ammoniten vor sich ging, mittelst gewaltsamen Ausstoßens des eingeatmeten Wassers durch den auf der Bauchseite gelegenen Trichter, wobei die Spitze des in der Mitte der fleischigen Schulpe gelegenen Belemniten nach vorne schaute. Zahllose Verkümmerungen und Verkrümmungen der Belemnitenspitze, die man im Jura findet, unterstützen die Wahrscheinlichkeit diese Anschauung."

Zu diesen Ausführungen sei bemerkt, daß O. Fraas Schulp und Mantel verwechselt hat und daß von einer Ähnlichkeit dieses rekonstruierten Belemnitentieres mit einer Sepia keiner Rede sein kann.

Die weitaus abenteuerlichste Rekonstruktion des Belemnitentieres hat F. A. Quenstedt schon im Jahre 1849[1]) entworfen und hat an ihr auch noch in seinen späteren Arbeiten bis zur letzten Auflage seines „Handbuches der Petrefaktenkunde" aus dem Jahre 1885[2]) festgehalten. Der Armapparat bestand nach Quenstedt aus einem Kranze von auffallend dünnen, hakentragenden Armen, die an einem relativ kleinen Kopfe standen; der Mantel schloß sich nicht dicht an den Kopf an, sondern endete vorne mit weit geöffneter Rundung. Ungefähr in der Mitte des Körpers standen zwei halbkreisförmige Flossen einander gegenüber, die nach der Vorstellung Quenstedts ziemlich dick waren, soweit dies aus der Schattierung der Figur zur Darstellung gebracht erscheint. Unverkennbar hat die Rekonstruktion Owens aus dem Jahre 1843 die Grundlage für die von Quenstedt entworfene Rekonstruktion gebildet. Nach Quenstedt bestand der Armapparat aus fünf Armpaaren.

Seit den grundlegenden Untersuchungen Cricks[3]) über die Armzahl der Belemniten hätte man erwarten dürfen, daß diese

1) F. A. Quenstedt: Petrefaktenkunde Deutschlands, Bd. I, 1948. Die Cephalopoden. Taf. XXIII, Fig. 16, p. 391.

2) F. A. Quenstedt: Handbuch der Petrefaktenkunde, 3. Aufl., p. 594, Taf. XLVII, Fig. 20. Tübingen 1885.

„Können wir auch zur Zeit uns noch kein sicheres Tierbild, Taf. XLVII, Fig. 20, machen, so muß doch der Mantel Scheide und Alveole so weit überzogen haben, daß bei den Canaliculaten oben hinter dem Schilde a der zehnarmige Kopf heraustrat; bei den Paxillosen, Taf. XLVII, Fig. 18, fehlte jedoch dieser Schild, die große Alveole war bis oben hinaus gekammert, die Eingeweide mußten darüber ihren Platz finden, was dann wahrscheinlich gestrecktere Tiere zur Folge hatte."

3) G. C. Crick: The Arms of the Belemnites. Proceed. Malacological Soc. 1907, Vol. VII, p. 270.

alten und auf falschen Voraussetzungen aufgebauten Rekonstruktionen aus der Lehrbuchliteratur verschwinden und einem neuen Rekonstruktionsversuche auf der durch die Untersuchungen Cricks geschaffenen Grundlage Platz machen würden. Dies war jedoch nicht der Fall und es wurden entweder die Rekonstruktionsversuche aus alter Zeit in der Literatur weiter geschleppt oder nur ganz nebensächliche Abänderungen durchgeführt. So z. B. entwarf E. Fraas[1]) für den „Führer durch die Kgl. Naturaliensammlung zu Stuttgart" eine Rekonstruktion des Belemnitentieres, welche im wesentlichen nur eine Kombination der Rekonstruktion Huxleys und der von O. Fraas darstellt; E. Fraas nimmt das Vorhandensein von lateralen, schmalen Flossensäumen an, die sich etwa in der Mitte des Mantels zu kleinen, dreieckigen Lateralflossen mit sehr breiter Basis und bogig abgerundeten Spitzen erweitern und zeichnet außer den acht sessilen, hakenbewehrten Armen noch ein Tentakelpaar mit hakenbewehrter Keule ein (Fig. 93).

In der Rekonstruktion H. Pohligs aus dem Jahre 1909[2]) erscheint das Belemnitentier nur achtarmig und zwar nahm Pohlig, offenbar durch die Untersuchungen Cricks dazu bestimmt, das Vorhandensein von nur sechs sessilen Armen an. Während jedoch Crick ausdrücklich hervorgehoben hatte, daß das mittlere der drei Armpaare das längste und das ventrale das kürzeste war und daß das dorsale Armpaar in der Länge ungefähr die Mitte zwischen den beiden anderen hielt, zeichnete H. Pohlig das ventrale Armpaar als das längste und das dorsale als das kürzeste ein. Ob die Arme Haken trugen, kommt in der Pohligschen Rekonstruktion nicht zum Ausdruck. Auch Saugnäpfe sind in dieser Rekonstruktion auf den sessilen Armen nicht eingezeichnet. Dagegen nimmt Pohlig das Vorhandensein eines Tentakelpaares an, das eine saugnapfbewehrte Keule trug. Die Umrißlinie des Proostracums in der Pohligschen Rekonstruktion ist unrichtig, wie schon aus den älteren Mitteilungen, namentlich aber aus der Mitteilung Cricks aus dem Jahre 1897 hervorgeht. Dagegen erscheint seit dem Rekon-

---

1) E. Fraas: Führer durch die Kgl. Naturaliensammlung zu Stuttgart. — Die geognostische Sammlung Württembergs, 3. Aufl., p. 48, Fig. 34. Stuttgart 1910. Schweizerbarts Verlag.

E. Fraas nahm eine senkrechte Haltung des Tieres an.

2) H. Pohlig: Abstammungstheorie mit Rücksicht auf Erdgeschichte. Bd. 2/3 der „Weltanschauungsfragen", p. 118, Fig. 28. Stuttgart 1909, Verlag d. Ges. f. Neue Weltanschauung.

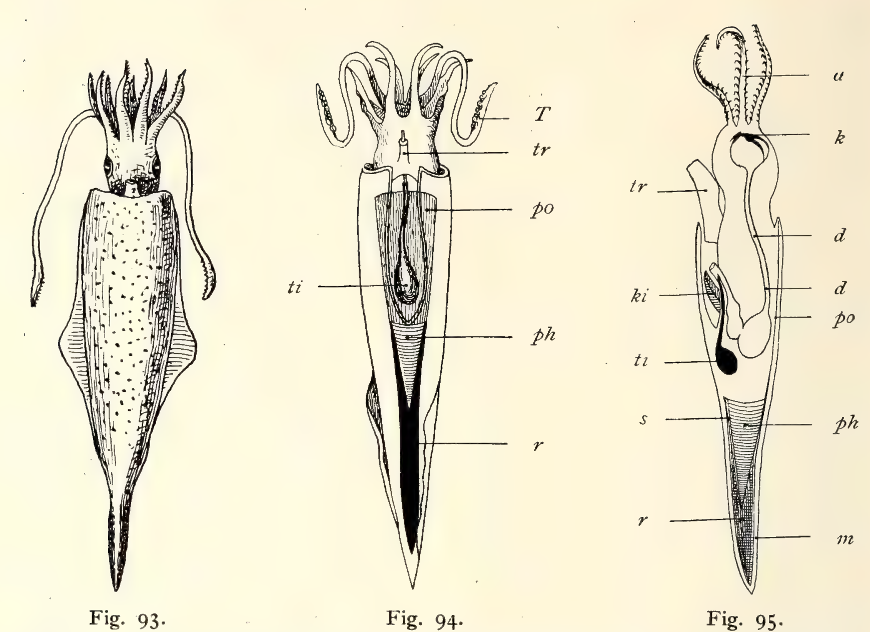


Fig. 93. Fig. 94. Fig. 95.

Fig. 93. E. Fraas' Rekonstruktion des Belemnitentieres (1910). — Ventralansicht. — Der Armapparat besteht aus acht sessilen, hakenbewehrten Armen und einem Tentakelpaar, dessen Keulen gleichfalls Haken tragen. Der Kopf ist klein, die Augen stehen lateral und die Flossen sind nach der Zeichnung nur dreieckig verbreiterte Partien eines bis zum Vorderende des Mantels reichenden schmalen Hautsaumes, während das Rostrum frei endet. — (Nach E. Fraas, l. c., 1910, p. 48, Fig. 34.)

Fig. 94. H. Pohligs Rekonstruktion des Belemnitentieres (1909). — Ventralansicht. — Da die Augen in dieser Ansicht nicht dargestellt sind, scheint der Autor anzunehmen, daß die Augen dorsal standen, wie auch R. Owen und Quenstedt annahmen, während Huxley, Phillips, O. Fraas und E. Fraas eine laterale Augenstellung annahmen. In der Zahl der sessilen Arme ist Pohlig den Angaben Cricks gefolgt, ohne jedoch das Längenverhältnis zu beachten; auch sind weder Haken noch Saugnäpfe auf den sessilen Armen dargestellt. Die Tentakelkeulen tragen Saugnäpfe. Ein schmaler Flossensaum ist im hinteren Drittel des Mantels entwickelt und reicht fast bis zur Spitze des Rostrums. Die Umrisse des Innenskeletts sowie die Art der Wiedergabe des ventral geführten Mantelschnittes sind der Owenschen Figur entnommen, entsprechen aber keineswegs den seither längst festgestellten Umrissen des Proostracums (vgl. die Wiedergabe der Figur Cricks, Fig. 67). — (Nach H. Pohlig, Abstammungstheorie usw. 1909, l. c., p. 118, Fig. 28.)

Fig. 95. E. v. Stromers Rekonstruktion des Tieres von Belemnites spinatus, Quenstedt, aus dem mittleren Jura von Süddeutschland (1909). — Abweichend von allen früheren Rekonstruktionen sind hier die drei Arme der rechten Körperseite (der Körper ist der Länge nach median durchschnitten gedacht) im richtigen Längenverhältnis, aber etwas zu schwach und zu schlank dargestellt. Die Eingeweide sind in richtiger Lage angenommen; der Trichter dürfte etwas zu lang angenommen sein. Da ein Medianschnitt dargestellt ist, fehlt jede Andeutung über das Vorhandensein oder Fehlen der Flossen und auch die Augenstellung ist nicht ersichtlich gemacht. Abkürzungen in Fig. 94 und 95: *a* = Arm, *k* = horniger Ober- und Unterkiefer am dicken Schlundkopf, *d* = Darmkanal, *ti* = Tintenbeutel, *ki* = rechte Kieme in der Mantelhöhle, *tr* = Trichter, *po* = Proostracum, *ph* = Phragmokon, *s* = Sipho, *r* = Rostrum, *m* = Mantel, *T* = Tentakel. (Nach E. v. Stromer, l. c., 1909, p. 250, Fig. 321 A.)

struktionsversuche d'Orbignys hier zum ersten Male die Darstellung eines gegen das Körperende verschobenen Flossenpaares wieder, das jedoch in der Pohligschen Abbildung nur als ein Paar lateraler Hautsäume von geringer Breite zur Darstellung gebracht ist. Das Rostrum wurde nach der Auffassung Pohligs von einer ziemlich dicken Mantelschicht umhüllt. Die Rekonstruktion Pohligs (Fig. 94) ist in vielen Einzelheiten unverkennbar durch die Owensche aus dem Jahre 1843 beeinflußt.

Als die beste bisher entworfene Rekonstruktion des Belemnitentieres ist jene zu bezeichnen, welche E. v. Stromer 1909 in seinem „Lehrbuche der Paläozoologie" entwarf[1]). Allerdings ist die Rekonstruktion eine anatomische und stellt nur die Ansicht dar, die ein Längsschnitt durch das Tier nach der Auffassung Stromers bildete, aber es sind auch die Körperumrisse eingezeichnet und die drei sessilen Arme der rechten Körperseite von der Innenansicht dargestellt. Stromer hat bei seiner Rekonstruktion eine bestimmte Art, nämlich Belemnites spinatus Quenstedt aus dem Dogger Schwabens im Auge gehabt; dies war durchaus korrekt, da bisher ganz unberechtigterweise die früheren Rekonstruktionsversuche auf jede beliebige Belemnitenart bezogen wurden. An der Stromerschen Rekonstruktion möchte ich nur aussetzen, daß jede Andeutung von Flossen fehlt und daß die Arme viel zu dünn gezeichnet sind; ihre Dicke dürfte ungefähr doppelt so groß als in der Stromerschen Rekonstruktion (Fig. 95) gewesen sein.

Wie ich schon vor einigen Jahren ausgeführt habe, darf aus den Verschiedenheiten der einzelnen Rekonstruktionsversuche verschiedener Autoren und verschiedener Zeiten nicht der Schluß gezogen werden, daß derartige Rekonstruktionen eine unnütze Spielerei sind, welche keinen zoologischen Wert besitzt. Ist eine Rekonstruktion von einem Zeichner oder Popularisator entworfen worden, der mit der Anatomie des von ihm rekonstruierten Tieres ebensowenig wie mit der aus der paläobiologischen Analyse zu erschließenden Körperhaltung, der Bewegungsart und dem Aufenthaltsorte des Tieres eingehender vertraut ist, so werden eben keine Rekonstruktionen entstehen, die einen Anspruch auf wissenschaftliche Diskussion machen können, sondern Karrikaturen, wie sie die „Rekonstruktionen" fossiler Reptilien in der Abhandlung von

---

1) E. v. Stromer: Lehrbuch der Paläozoologie, Bd. I, p. 250, Fig. 321. Leipzig und Berlin 1909.

A. Frič und F. Bayer[1]) oder die „Rekonstruktion" des Pteranodon in Lukas Waagens Darstellung der Erdgeschichte in „Himmel und Erde" und so viele andere „Rekonstruktionen" darstellen.

Eine paläozoologische Rekonstruktion ist immer der Ausdruck der Summe jener Kenntnisse, welche ein Autor von dem fossilen Tiere besitzt, dessen Reste die Grundlage der Rekonstruktion bilden. Zu einer Zeit, da noch nicht bekannt war, daß die Belemniten hakentragende Arme besaßen, konnte man im Zweifel darüber sein, ob in der Rekonstruktion des Belemnitentieres die Arme mit Haken oder mit Saugnäpfen darzustellen seien; seitdem Crick gezeigt hat, daß die Belemnitenarme mit langen, scharfen und gekrümmten Haken bewehrt waren, ist eine rekonstruktive Darstellung von Saugnäpfen auf den Armen des Belemnitentieres nichts anderes als ein Beweis von der mangelhaften Kenntnis der einschlägigen, festgestellten Tatsachen. Das gleiche gilt auch von der Zahl der Arme. Indessen hat bis jetzt eine wissenschaftliche Erörterung der Frage gefehlt, ob die Belemniten Tentakel besessen haben oder nicht; wir haben diese Frage früher erörtert und sind zu dem Ergebnisse gelangt, daß den Belemniten die Tentakel gefehlt haben.

Die beträchtlichen Meinungsverschiedenheiten über die sessile oder nektonische Lebensweise der Belemniten, die horizontale oder vertikale Achsenstellung ihres Körpers beim Schwimmen, den Besitz oder das Fehlen der Flossen, die Funktion des Rostrums als „Pfahl" oder als „Wellenbrecher" usw. beruhen dagegen darauf, daß bis jetzt eine eingehende paläobiologische Analyse nicht durchgeführt worden war, die den Zweck und das Ziel der vorliegenden Studie gebildet hat. Wir wollen nunmehr daran gehen, die Ergebnisse unserer Untersuchungen in der Rekonstruktion einzelner Belemnitentypen zum Ausdrucke zu bringen.

Vor allem ist endgültig mit der Vorstellung zu brechen, daß die Belemniten einen einheitlichen Körpertypus besessen haben. Die paläobiologische Analyse hat uns gezeigt, daß wir zum mindesten drei verschiedene Typen von Belemniten zu unterscheiden haben, welche sich sehr bestimmt durch die allgemeine, durch die Form des Rostrums bedingte Körpergestalt und im Zusammenhang damit durch ihre Lebensweise von-

1) Vgl. mein Referat über diese Abhandlung (A. Frič und F. Bayer: „Neue Fische und Reptilien aus der böhmischen Kreideformation". Prag 1905, Selbstverlag. In Komm. bei F. Rivnac) in den Verhandl. d. k. k. Geol. Reichsanstalt 1905, p. 225.

einander unterscheiden lassen. Der erste Typus wird durch Cuspiteuthis acuarius, der zweite durch Belemnites paxillosus und der dritte durch Belemnites clavatus repräsentiert.

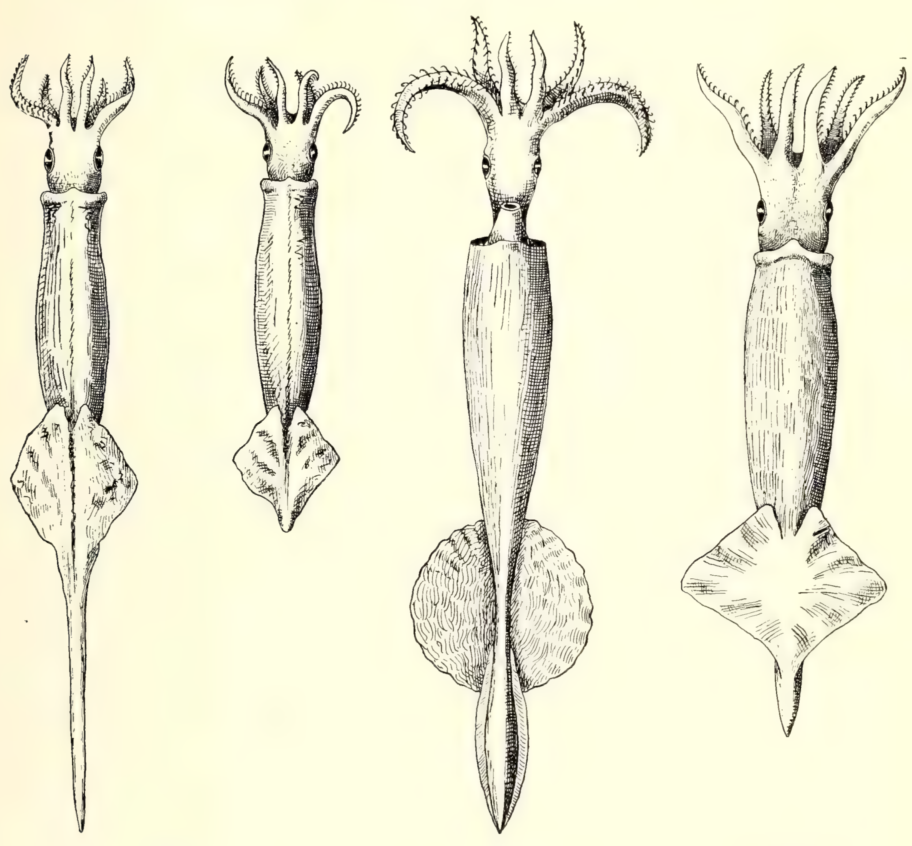


Fig. 96. Fig. 97. Fig. 98.

Fig. 96. Rekonstruktion des Cuspiteuthis acuarius Schloth. aus dem Lias Epsilon Württembergs. — Rechts: jüngeres Exemplar knapp vor dem Zeitpunkt, in dem sich der „Spieß" ansetzt; links: Exemplar nach Ausbildung des Spießes. (Originalzeichnung.)

Fig. 97. Rekonstruktion des Belemnites semihastatus aus dem oberen Braunen Jura (Zeta) Schwabens. (Originalzeichnung.)

Fig. 98. Rekonstruktion des Belemnites spinatus Quenst. aus dem Braunen Jura Schwabens. (Originalzeichnung.)

(Fig. 97 in Ventralansicht, Fig. 96 und 98 in Dorsalansicht.)

Die allgemeinen Umrisse des Körpers dieser drei Typen sind durch den Rahmen gegeben, in dem sich die konvergent angepaßten lebenden Typen bewegen. Da wir schon früher die Merkmale dieser Typen eingehend erörtert haben, so ist hier wenig mehr über die

Gründe zu sagen, warum wir für Belemnites clavatus und die nach diesem Typus gebauten übrigen Typen das Vorhandensein einer runden Infraterminalflosse und eines schmalen Flossensaumes zu beiden Seiten des Rostrums annehmen müssen (Fig. 97) und warum wir für Cuspiteuthis acuarius eine Flosse von rhomboidalem Umriß annehmen (Fig. 96). Die lebenden Vorbilder für den ersten Typus sind Chirothauma macrosoma und Chirothauma imperator, für den zweiten Typus Loligo media.

Für die Belemniten vom Typus der Paxillosen (Fig. 98) werden wir am ehesten an einen Mitteltypus zwischen Ancistroteuthis Lichtensteini und Stenoteuthis Bartrami als Vorbild zu denken haben; auch Loligo vulgaris wird ungefähr der Vorstellung entsprechen, die wir uns von diesen Belemniten machen müssen.

Da die Belemniten keinesfalls Bewohner der tieferen Wasserschichten gewesen sind, sondern sich in den oberen Meereshorizonten als nektonische, benthonische oder planktonische Räuber aufgehalten haben, wie wir schon früher darlegten, so liegt kein Grund vor, die Augengröße in anderen Dimensionen zu rekonstruieren, als sie uns bei den lebenden Hochseedibranchiaten oder den littoralen Formen der heutigen Meere entgegentritt. Die Stellung der Augen dürfte wohl bei allen Belemniten lateral gewesen sein.

Die Zahl der Arme und ihre Bewaffnung mit zwei Reihen gekrümmter spitzer Haken, von denen wahrscheinlich die dorsale Hakenseite aus etwas kleineren Haken bestand als die ventrale Reihe, ist durch die im Lias und Oxfordien Englands vorgefundenen Reste bestimmt. Die Arme dürften aber dicker gewesen sein, als dies E. von Stromer in der 1909 entworfenen Rekonstruktion zum Ausdruck gebracht hat. Tentakel haben, wie ich früher eingehend zu begründen versucht habe, gefehlt.

Die Färbung der fossilen Dibranchiaten wird sich wahrscheinlich in denselben Grenzen wie bei den lebenden bewegt haben. Vorwiegend werden wir an orangerote bis rotbraune oder karminrote Tinten bei den Paxillosen und bei den Typen Cuspiteuthis und Mucroteuthis zu denken haben, während möglicherweise bei den planktonischen Clavirostriden violette und gelbe Farbentöne aufgetreten sein dürften. Wenn sich auch derartige Einzelheiten des Gesamtbildes unserer Feststellung entziehen, so haben wir doch keinen Grund, anzunehmen, daß die vielen Arten der fossilen Dibranchiaten in ihrem äußeren Bilde einheitlich und einförmig gewesen sind; sie haben wahrscheinlich ebenso bunte und für die

verschiedenen Arten charakteristische Farben besessen wie die 500 lebenden Arten der Cephalopoden.

Wenn es auch einstweilen nur möglich geworden ist, die drei hier dargestellten Belemnitentypen zu rekonstruieren, so dürfen wir doch annehmen, daß die Zahl der verschiedenen Körpertypen der fossilen Dibranchiaten eine weitaus größere gewesen ist. So bilden die Belopteriden eine Formengruppe, deren Gesamtbild mit keiner der hier rekonstruierten Typen übereingestimmt haben dürfte und auch die merkwürdige Xiphoteuthis elongata hat wahrscheinlich ein ganz anderes Bild geboten als die drei hier rekonstruierten Belemnitentypen; vielleicht hat sich das Aussehen dieser Type am ehesten der lebenden Type Doratopsis vermicularis genähert. Unsere bisherigen Kenntnisse reichen jedoch nicht aus, um eine Rekonstruktion dieser Form zu entwerfen, ohne den sicheren Boden der Analogieschlüsse zu verlassen. Schon in der Feststellung der Tatsache, daß die „Belemniten" nicht, wie man bisher allgemein angenommen hat, einen einheitlichen Anpassungstypus darstellen, sondern sehr verschieden geformt sind und daher verschiedene Lebensweisen geführt haben müssen, scheint mir jedoch ein kleiner Fortschritt zu liegen und wir dürfen die Hoffnung nicht aufgeben, bei weiterer Vertiefung der paläobiologischen Methode auf dem Gebiete der wirbellosen Tiere die gleichen Erfolge zu erzielen, wie sie schon seit längerer Zeit auf dem Gebiete der Wirbeltiere erreicht worden sind.

Die phylogenetische Bedeutung der Armzahl der Dibranchiaten.

I. Die bisherigen Ansichten über die phylogenetische Stellung der Belemniten.

Obwohl die verschiedenen bisherigen Hypothesen über die phylogenetische Stellung der Belemniten in vielen wesentlichen Punkten voneinander abweichen, so stimmen sie doch fast alle darin überein, daß die Belemniten die Stammgruppe der Dibranchiaten bilden, aus welcher durch Reduktion des meist sehr großen, kalkigen Rostrums und später auch des Phragmokons die übrigen Dibranchiaten hervorgegangen sein sollen. Für diese Ansicht schien vor allem das Vorhandensein eines minutialen[1]) Dorns am Hinterende der Sepienschale zu sprechen, der bisher allgemein als das Rudiment des Belemnitenrostrums betrachtet wurde; da die als Vorstufe von Sepia betrachtete Belosepia sowie die als Vorstufe von Spirula betrachtete Spirulirostra ein größeres Rostrum besitzen als Sepia, so hielt man den Reduktionsprozeß des Rostrums im Verlaufe der Stammesgeschichte der Dibranchiaten für hinreichend bewiesen, um auf ihm die Phylogenie der Dibranchiaten aufzubauen.

---

1) O. Abel: Orimente und Rudimente. Mitteilungen des Naturwissenschaftlichen Vereines an der Universität Wien, XII. Jahrg., 1914, p. 79.

Unter dem indifferenten Ausdruck „Minutial" verstehe ich jene schwach entwickelten Bildungen oder kleinen Organe, von denen es nicht feststeht, ob sie im Verschwinden (rudimentär) oder erst im Entstehen (orimentär) sind. Aus diesem Grunde spreche ich hier von einem „minutialen" Dorn der Sepienschale, obwohl ich schon früher dargelegt habe, warum ich den „Dorn" als eine orimentäre Bildung ansehe.

Von diesen Gesichtspunkten ausgehend, wurden sogar die Gattungen Phragmoteuthis, Belemnoteuthis und Ostracoteuthis als die Nachkommen der Belemniten betrachtet[1]), obgleich weder der morphologische Bau des Innenskeletts noch das geologische Alter dieser Gattungen zu dieser Schlußfolgerung zwingen.

K. A. von Zittel vereinigte zuerst die drei Gattungen Phragmoteuthis, Belemnoteuthis und Ostracoteuthis in der Unterfamilie der Belemnoteuthidae und schloß diese der Unterfamilie der Belemnitidae an. Später[2]) stellte er auch Acanthoteuthis speciosa, die er früher in die Oktopoden eingereiht hatte, zu den Belemnoteuthiden und gab an, daß der Kopf dieser Art von zehn Armen umgeben gewesen sei. Die Gattung Conoteuthis betrachtete er 1895 als ein Synonym von Belemnoteuthis[3]).

In der von F. Broili besorgten Neuauflage[4]) der Zittelschen „Grundzüge" erscheint die Gattung Ostracoteuthis ebenso wie Acanthoteuthis speciosa als ein Synonym der Gattung Belemnites. Acanthoteuthis speciosa R. Wagner wurde von F. Broili auf Grund der Untersuchungen E. Angermanns[5]) „mit höchster Wahrscheinlichkeit" als ein Synonym von Belemnites semisulcatus Mstr. bezeichnet.

J. F. Pompeckj folgte 1912 im wesentlichen den Ausführungen Broilis und stellte der Familie der Belemnitidae die Familie der Belemnoteuthidae mit den Gattungen Phragmoteuthis, Belemnoteuthis, Diploconus und Conoteuthis gegenüber[6]).

Über die Phylogenie der Dibranchiaten sagt Pompeckj folgendes:

„Wenn Phragmoteuthis von den Aulacoceratiden abzuleiten wäre, so wäre in ihr die Erwerbung eines besonders großen Proostrakum und die frühe Reduktion des Rostrum ausgedrückt;

1) K. A. von Zittel: Handbuch der Paläontologie. Bd. I, 2. Abt., p. 510. München 1884.

2) K. A. von Zittel: Grundzüge der Paläontologie, 1895, p. 443.

3) Ebenda, p. 444.

4) K. A. von Zittel: Grundzüge der Paläontologie, 2. Aufl., p. 510 und 512, bearbeitet von F. Broili, 1910.

5) E. Angermann: Über das Genus Acanthoteuthis Münst. aus den lithographischen Schiefern in Bayern. Neues Jahrbuch f. Min. usw., 1902, XV. Beilagebd., p. 205.

6) J. F. Pompeckj: Cephalopoda. Paläontologie. Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. II, p. 296d—296f. Jena 1912.

möglicherweise steht dieser Typ aber auch beziehungslos neben den Aulacoceraten."

„Durch Reduktion des Rostrums zu einem nur dünnen, faserig struierten Überzug des Phragmokons (und durch Verlust des Proostrakum) ist aus Belemniten Belemnoteuthis . . . abzuleiten . . . . . . Eine ähnliche Reduktion des Rostrum zeigen Diploconus . . . . und Conoteuthis . . ."

„Durch Umgestaltung des Phragmokon, Proostrakum und des Rostrum bei mehr oder weniger weitgehender Reduktion sind auch die übrigen innerlichen Dibranchiatenschalen aus denen der Belemniten ableitbar."

„. . . Spirulirostra . . . vermittelt morphologisch und zeitlich zwischen Belemniten und der heute lebenden Spirula."

„In der Reihe Belemnites-Spirulirostra-Spirula ist in der Umformung des Phragmokon vom geraden Kegel bis zur Spirale eine Parallele zu den Nautiloideenformen Orthoceratidae-Gyroceras zu erkennen."

„Auch die Sepien sind wohl als Nachkommen der Belemnitiden zu nennen."

Die Belemnoideen, „in Jura und Kreide mit den Ammoniten reich blühend, wurden auf verschiedenen Linien durch Umgestaltung und Reduktion der Innenschalen zu dem Heer der heute lebenden nackten dekapoden Myopsiden und Oegopsiden und wohl auch der Oktopoden . . . ." —

Eingehendere morphologische Vergleiche des Innenskeletts der Dibranchiaten haben uns jedoch gezeigt, daß die Rostren der Belemniten, der Sepiiden, von Spirulirostra usw. zwar zum Teil physiologische, aber nicht morphologische Äquivalente darstellen.

Ebenso ist auch der Phragmokon der Belemniten von dem Phragmokon der Spiruliden und der Sepiiden so sehr verschieden, daß an eine Ableitung der beiden letzteren von den Belemniten nicht gedacht werden kann.

Ferner liegt kein zwingender Grund vor, die lebende Gattung Spirula als den Nachkommen der aus dem Oligozän Norddeutschlands und aus dem Miozän Oberitaliens bekannten Gattung Spirulirostra anzusehen; es sprechen im Gegenteil schwerwiegende Gründe gegen diese Annahme.

II. Bisherige Angaben über die Armzahl der fossilen Dibranchiaten.

Seitdem J. Brock[1]) in seinem „Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden" die Frage nach der Armzahl der ältesten Dibranchiaten dahin beantwortet hat, daß sowohl aus den wenigen fossilen Resten mit erhaltenen Fangarmen als auch aus den anatomischen Verhältnissen der lebenden Dibranchiaten der Schluß gezogen werden müsse, daß die ältesten Dibranchiaten zehn Fangarme besessen haben, ist an dieser Auffassung bis in die neueste Zeit festgehalten worden, obwohl gewisse, schon in älterer Zeit von R. Wagner[2]), Th. H. Huxley[3]), K. A. von Zittel[4]) und in neuerer Zeit von G. C. Crick[5]) gemachte Beobachtungen über die Armzahl fossiler Dibranchiaten damit nicht gut in Einklang zu bringen waren. So hat auch noch L. Dollo[6]) daran festgehalten, daß die Dibranchiaten ursprünglich fünf Armpaare besessen haben. Konsequenterweise müßten dann die Oktopoden von den Dekapoden abstammen; da sie keine Tentakeln besitzen, so wurde das Tentakelpaar als das verloren gegangene Armpaar betrachtet.

Bei der Unsicherheit der älteren Angaben über die genaue Armzahl der fossilen Dibranchiaten, welche zwischen den Ziffern

---

1) J. Brock: Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden. Morpholog. Jahrb. 1880, Bd. VI, p. 279.

2) R. Wagner: Acanthoteuthis, ein neues Geschlecht der Cephalopoden, zu der Familie der Loligineen oder Teuthidae (Owen) gehörend. Münsters Beiträge zur Petrefaktenkunde, Heft I, p. 91. Bayreuth 1839.

3) Th. H. Huxley: On the Structure of the Belemnitidae; with a Description of a more complete Specimen of Belemnites than any hitherto known, and an Account of a New Genus of Belemnitidae, Xiphoteuthis. Memoirs of the Geological Survey of the United Kingdom: Figures and Descriptions illustrative of British Organic Remains. — Monograph II. — London 1864: „I have not been able to make out more than six or seven arms in any specimen, nor has any exhibited traces of elongated tentacula, though the shortness of the arms which have been preserved would lead one to suspect their existence. The hooks in the middle of the length of each arm seem to have been largest; those at the ends of the series, especially at the base, smallest."

4) K. A. von Zittel: Handbuch der Paläontologie, Bd. II, p. 512, 516, 520.

5) G. C. Crick: On the Arms of the Belemnite. Proceed. Malacological Society 1907, Vol. VII, p. 270.

6) L. Dollo: Les Céphalopodes adaptés à la Vie Nectique Secondaire et à la Vie Benthique Tertiaire. Zoologische Jahrbücher 1912, Suppl. XV, Bd. I (Festschrift für J. W. Spengel), p. 113 und 116.

sechs und zehn schwankten, war die Untersuchung G. C. Cricks über die Armzahl der Belemniten von hohem Werte, da durch diese der endgültige Beweis dafür erbracht wurde, daß die Belemniten nur drei Armpaare besessen haben.

Die verschiedenen Angaben über das Vorhandensein von nur vier Armpaaren bei einzelnen fossilen Dibranchiaten, die immer von neuem auftauchten, aber immer wieder bestritten wurden, erscheinen durch die Feststellung Cricks in ganz anderem Lichte und regen zur Prüfung der Frage an, inwieweit die ontogenetische Entstehung der Arme bei den lebenden Dibranchiaten mit der Anzahl von nur drei Armpaaren bei den Belemniten in Einklang zu bringen ist.

III. Die Armzahl der Belemniten.

Im unteren Lias Englands — in den Schiefern der Gegend von Lyme Regis und Charmouth in Dorset — ist eine größere Zahl von Dibranchiaten entdeckt worden, bei denen noch Reste der Arme erhalten sind. J. Buckman hat schon vor langer Zeit einen dieser Reste unter dem Namen Belemnoteuthis Montefiorei abgebildet und beschrieben.

G. C. Crick hat 1902 gezeigt[1]), daß das Original Buckmans vollkommen deutlich erkennen läßt, daß das Tier nicht mehr als sechs Arme besaß. Daß J. Buckman diese Tatsache nicht beobachtet hat, ist darin begründet, daß das Exemplar zur Zeit der ersten Beschreibung noch nicht vollständig präpariert war; nach der in späterer Zeit durchgeführten Präparation sind die früher von Gestein umhüllten Armhaken mit voller Deutlichkeit sichtbar geworden. Jeder der sechs Arme trägt zwei Hakenreihen, die vollständig erhalten sind, während die fleischigen Teile der Arme keinen Abdruck hinterlassen haben.

Schon 1902 hat Crick hervorgehoben, daß Belemnoteuthis Montefiorei Buckm. nicht zu Belemnoteuthis gestellt werden könne, weil diese Gattung sicher zehn Arme besaß, wie die Type zeigt; Crick hat daher den von J. Buckman beschriebenen Rest als Belemnites spec. bezeichnet.

---

1) G. C. Crick: Note of the Type-Specimen of Belemnoteuthis Montefiorei, J. Buckman, from the Lower Lias Shales between Charmouth and Lyme Regis, Dorset. Proceedings Malacological Society, Vol. V, Pl. I, p. 13. March 1902.

Fünf Jahre später hat G. C. Crick eine eingehende Darstellung der Frage nach der Armzahl der Belemniten veröffentlicht[1]) und überzeugend dargelegt, daß die Belemniten nur drei Armpaare besessen haben. Zur Entscheidung dieser Frage stand ihm ein Material von 17 Exemplaren zur Verfügung, die den unterliassischen Schiefern von Charmouth und Lyme Regis entstammen und im British Museum of Natural History in London aufbewahrt werden. Von diesen 17 Exemplaren sind nur zwei mit den Rostren erhalten, während sie allen übrigen bei der Fossilisation verloren gegangen sind. Leider sind gerade bei diesen beiden schon von Th. Huxley beschriebenen Exemplaren die Arme nicht gut erhalten, aber es kann keinem Zweifel unterliegen, daß beide zur „Gattung" Belemnites gehören.

Bei einer weiteren Anzahl von Exemplaren sind die Arme nicht vollständig erhalten; indessen ist es sehr wichtig, daß kein einziges der 17 Exemplare irgendwelche Andeutungen zeigt, daß mehr als sechs Arme vorhanden gewesen sein könnten.

Bei sechs Exemplaren sind jedoch die Armhaken so vorzüglich erhalten, daß sich mit voller Sicherheit feststellen läßt, daß nur drei Armpaare vorhanden waren, von denen das mittlere das längste war; wahrscheinlich war das ventrale Armpaar das kürzeste, doch hat dies Crick nicht mit Sicherheit zu entscheiden vermocht.

Die Haken der Belemnitenarme zeigen eine Eigentümlichkeit, die eine scharfe Unterscheidung dieser Reste von den Dibranchiaten aus dem Oxfordien Englands ermöglicht. Bei den Liasformen sind nämlich die proximalen Enden der Haken verdickt, während sie bei den Oxfordienformen spitz zulaufen.

IV. Die ontogenetische Entwicklung der Arme bei den lebenden Dibranchiaten.

Im Verhältnis zu der großen Artenzahl der lebenden Dibranchiaten sind wir nur bei einer sehr kleinen Zahl von Arten über den Verlauf der ontogenetischen Entwicklung eingehender unterrichtet. Die wenigen bisher festgestellten Tatsachen geben uns jedoch bereits außerordentlich wertvolle Aufschlüsse über die großen Gegensätze in der Entwicklung der den Oegopsiden, Myop-

1) G. C. Crick: On the Arms of the Belemnite. Proceedings Malacological Society, Pl. XXIII, p. 269. London 1907.

siden und Oktopoden angehörigen Gattungen, deren phylogenetische Bedeutung bis jetzt noch nicht gewürdigt worden ist.

A. Die embryologische Entwicklung der Arme bei den Oegopsiden.

Die grundlegenden Untersuchungen von C. Chun über die Ontogenie der Cranchiiden[1]), Onychoteuthiden[2]), Enoploteuthiden[3]) usw. haben uns darüber aufgeklärt, daß die Larven von 6—10 mm Körperlänge schon alle fünf Armpaare besitzen und daß die Reihenfolge der Entstehung der einzelnen Armpaare bei jüngeren Larven beobachtet werden muß. Die kleinste von C. Chun untersuchte Cranchiidenlarve[4]) aus einem Vertikalzug im Guineastrom, die nur 2,8 mm lang war, besaß nur drei Armpaare von sehr geringer Länge; auf dem obersten Arm war ein Saugnapf, auf dem zweiten zwei und auf dem untersten sechs Saugnäpfe zu zählen.

Schon bei den Larvenstadien von 4—5 mm Länge war deutlich zu erkennen, daß sich das den beiden oberen Armpaaren anfänglich völlig gleichende unterste Armpaar zum Tentakelpaar entwickelt[5]).

Erreicht die Larve eine Länge von 6 mm, so erscheint ein weiteres Armpaar; dasselbe legt sich zwischen dem mittleren und dem unteren Armpaar, also oberhalb des Tentakelpaares an.

Gleich darauf werden die Ansätze für das fünfte Armpaar sichtbar, welches sich knapp unterhalb der Tentakel anlegt und zum ventralen Armpaar auswächst[6]).

Merkwürdigerweise ist in einem bestimmten Stadium der Ontogenie aller bisher beobachteten Oegopsidenlarven das mittlere der drei primären Armpaare immer länger als das oberste, aber kürzer als die schon sehr frühzeitig in die Länge wachsenden Tentakel und zwar ändert sich dieses konstante Verhältnis auch dann nicht, wenn dieses Armpaar im weiteren Verlaufe der Entwicklung bei

---

1) C. Chun: Die Cephalopoden. Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition m. d. Dampfer „Valdivia" 1898—1899. 1910, Bd. XVIII, p. 345.

2) C. Chun: Ebenda, p. 14 und 183, Taf. XXIII, Fig. 1—10.

3) C. Chun: Ebenda, p. 106, Taf. XIII, Fig. 13—23.

4) C. Chun: Ebenda, p. 395, Taf. LXI, Fig. 3—5.

5) C. Chun: Ebenda, p. 345, Taf. LI, Fig. 1—4.

6) C. Chun: Ebenda, p. 346—347, Taf. XLIX, Fig. 3.

einzelnen Arten von einem anderen Armpaar im Längenwachstum überholt wird[1]).

Wenn wir — abweichend von der herkömmlichen Zählung[2]) — die drei zuerst auftretenden Armpaare von

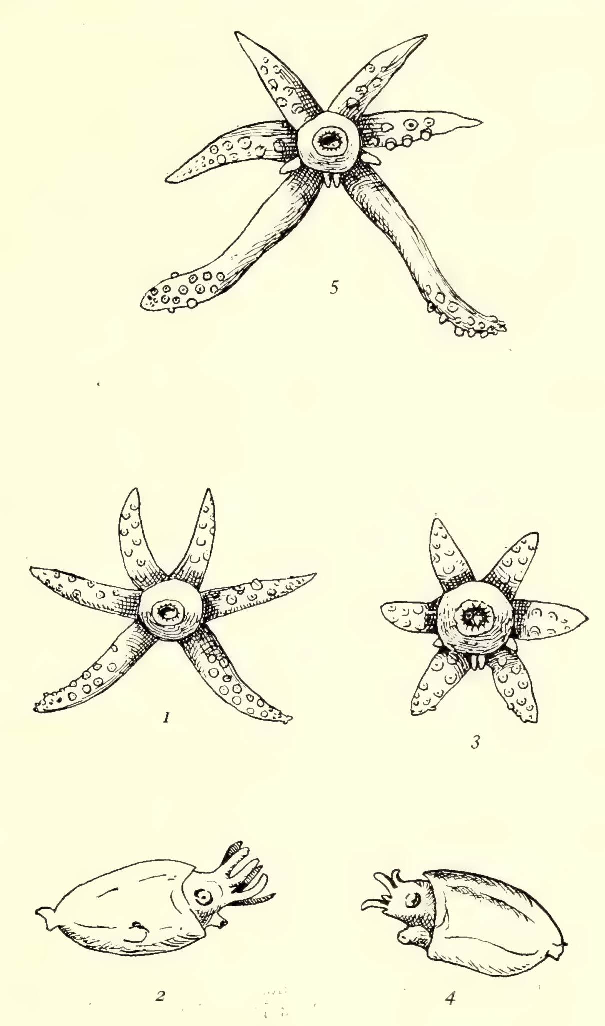


Fig. 99. Die Entstehung des vierten und fünften Armpaares im Laufe der ontogenetischen Entwicklung bei den Oegopsiden (Beispiele aus den Familien der Onychoteuthiden und Enoploteuthiden).

1 Onychoteuthidenlarve, stark vergr. — Armapparat von oben gesehen. — Der vierte, neu entstehende Arm ist beiderseits verdeckt. (Nach C. Chun, l. c., 1910, Taf. XXIII, Fig 4.)

2 Dieselbe Larve, von der Seite gesehen, in schwächerer Vergrößerung ($^{10}/_{1}$), mit dem Oriment des vierten Arms zwischen dem zweiten und dritten. (Nach C. Chun, l. c., 1910, Taf. XXIII, Fig. 3.)

3 Onychoteuthidenlarve, stark vergr. — Armapparat von oben gesehen. — Hier sind die Orimente des vierten und fünften Armpaares deutlich sichtbar. (Nach C. Chun, l. c., 1910, Taf. XXIII, Fig. 6.)

4 Dieselbe Larve, von der Seite gesehen, in schwächerer Vergrößerung ($^{10}/_{1}$). — Die Längenzunahme des sich zum Tentakel ausbildenden dritten Arms ist deutlich sichtbar. (Nach C. Chun, l. c., 1910, Taf. XXIII, Fig. 5.)

5 Enoploteuthidenlarve, stark vergr. — Armapparat von oben gesehen. — Das dritte Armpaar trägt in der beginnenden Keulenbildung die Kennzeichen des entstehenden Tentakels; das vierte Armpaar ist etwas länger als das zuletzt entstandene fünfte.

---

1) G. Pfeffer: Die Cephalopoden der Plankton-Expedition. Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldtstiftung, Bd. II, F, a, p. 16. Kiel und Leipzig 1912.

2) Die Zählung der Arme wird allgemein in der Weise durchgeführt, daß mit dem obersten, dorsalen Paar begonnen wird und zwar sowohl bei den Oegopsiden

oben nach unten als erstes, zweites und drittes zählen, das in dem nächstfolgenden Stadium auftretende Paar, das sich zwischen das zweite und dritte einschiebt, als das vierte bezeichnen und das zuletzt auftretende, ventrale Armpaar als fünftes rechnen, so ordnen sich die fünf Armpaare von oben nach unten folgendermaßen an:

erstes Stadium: erstes Armpaar,
erstes Stadium: zweites Armpaar,
zweites Stadium: viertes Armpaar,
erstes Stadium: drittes Armpaar (wird zum Tentakelpaar),
drittes Stadium: fünftes Armpaar.

B. Die embryologische Entwicklung der Arme bei den Myopsiden.

Da Loligo und Sepia zu den häufigsten Dibranchiaten unserer Meere gehören, so sind wir über die Ontogenie dieser Gattungen durch zahlreiche Untersuchungen gut unterrichtet.

Wie A. E. Verrill[1]) gezeigt hat, besitzt der noch im Ei liegende Embryo von Loligo Pealei nur sechs Arme; das längste dieser

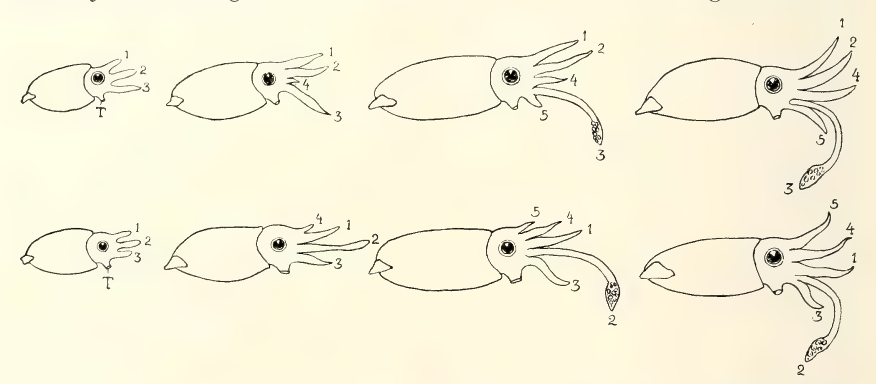


Fig. 100. Schematische Darstellung des Auftretens des vierten und fünften Armpaares (nach der Zeitfolge seiner Entstehung) im Laufe der ontogenetischen Entwicklung der Oegopsiden (obere Reihe) und der Myopsiden (untere Reihe). (Originalzeichnung.) Bei den Oegopsiden wird der dritte Arm zum Tentakel, bei den Myopsiden dagegen der zweite Arm.

als auch bei den Myopsiden, obgleich diese Zählung mit der an Embryonen beobachteten Reihenfolge des Auftretens der Armpaare in striktem Widerspruch steht.

1) A. E. Verrill: The Cephalopods of the Northeastern Coast of America. Part. II. Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences, Vol. V, p. 319, Pl. XLI, Fig. 2, Tafelerklärung p. 442. June 1880.

drei Armpaare ist das mittlere, das sich zum Tentakelpaar entwickelt.

Im darauffolgenden Stadium tritt auf der dorsalen Seite, also oberhalb des ersten Paares, ein viertes Armpaar hinzu[1]); im dritten Stadium legt sich noch ein fünftes Armpaar und zwar wieder auf der dorsalen Seite oberhalb des vierten Paares an[2]).

Genau derselbe Verlauf der ontogenetischen Entwicklung der Arme ist bei Sepia festgestellt worden[3]).

Nummerieren wir wieder, wie bei den Oegopsidenlarven, die Arme nach der Reihenfolge ihrer Entstehung, so ordnen sie sich von oben nach unten zu folgender Reihe an:

drittes Stadium: fünftes Armpaar,
zweites Stadium: viertes Armpaar,
erstes Stadium: erstes Armpaar,
erstes Stadium: zweites Armpaar (wird zum Tentakelpaar),
erstes Stadium: drittes Armpaar.

Daraus ergibt sich folgendes:

1. Die ältesten Larvenstadien der Oegopsiden und der Myopsiden besitzen nur drei Armpaare.
2. Bei den Myopsiden entwickeln sich die Tentakeln aus dem zweiten oder mittleren dieser primären Armpaare, bei den Oegopsiden dagegen aus dem dritten oder unteren der drei primären Armpaare.
3. Bei den Myopsiden legt sich dorsal von dem obersten, ersten Armpaare zuerst ein viertes, dann dorsal von diesem noch ein fünftes Armpaar an; bei den Oegopsiden schiebt sich zuerst zwischen dem zweiten und dritten Armpaar ein viertes ein, während das letzte Armpaar, das fünfte, ventral vom dritten entsteht.

---

1) A. E. Verrill: Ebenda, Pl. XLI, p. 442, Fig. 3.

2) A. E. Verrill: Ebenda, Pl. XLI, p. 442, Fig. 5. — In dieser Figur hat Verrill die Armpaare nicht nummeriert; in der Tafelerklärung (p. 442) bezeichnet er jedoch die vier Armpaare des zweiten Stadiums von oben nach unten mit a', a'', a''', a'''' und bezeichnet mit a' „the second pair of arms", mit a'' „the third pair", mit a''' „the tentacular arms" und mit a'''' „the ventral arms".

3) K. Hescheler in A. Lang: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, Mollusca, p. 450.

4. Die Zehnzahl der Arme ist also bei den Oegopsiden und bei den Myopsiden auf ganz verschiedene Weise zustande gekommen und kann nur dadurch erklärt werden, daß beide Stämme auf eine gemeinsame Wurzel zurückgehen, die durch den Besitz von drei Armpaaren gekennzeichnet war.
5. Obwohl das Tentakelpaar bei den Oegopsiden und bei den Myopsiden ganz verschiedenen Ursprungs ist, so liegt es doch bei beiden Stämmen an derselben Stelle, d. h. es ist unter den auf verschiedenen Wegen entstandenen fünf Armpaaren immer das vierte Armpaar (von oben nach unten gerechnet), das zu einem Tentakelpaar ausgebildet wurde. Diese sehr auffallende Übereinstimmung beweist, daß die Lage des Tentakelpaares durch physiologische Bedürfnisse bestimmt sein muß, die wir jedoch heute noch nicht ergründen können.
6. Aus dem relativen Längenverhältnisse der drei Armpaare bei den jüngsten Myopsidenembryonen ist der Schluß zu ziehen, daß bei der Stammform der Myopsiden das mittlere der drei primären Armpaare das längste, und das ventrale das kürzeste war. Bei den bisher bekannten jüngsten Larvenstadien der Oegopsiden ist dieses Längenverhältnis verschieden, da bei diesen schon sehr frühzeitig das dritte Armpaar verlängert erscheint; das dorsale, erste Armpaar ist aber auch hier kürzer als das zweite.
7. Die Zahl und das relative Längenverhältnis der Armpaare muß also bei den Ahnen der Oegopsiden und der Myopsiden genau dasselbe wie bei den Belemniten gewesen sein.
8. Daraus darf freilich noch nicht der Schluß abgeleitet werden, daß die Belemniten die Ahnen der Oegopsiden und der Myopsiden gewesen sind; hingegen ist der Schluß berechtigt, daß die Dreizahl der Armpaare bei den Belemniten ebenso ursprünglich ist wie bei den Oegopsiden und

Myopsiden und daß diese geringe Armzahl erst im Laufe der Stammesgeschichte der Dibranchiaten eine Vermehrung erfahren hat.

C. Die embryologische Entwicklung der Arme bei den Oktopoden.

Die Oktopoden werden allgemein als Dibranchiaten betrachtet, welche von zehnarmigen Vorfahren abstammen.

J. Brock hat den Nachweis zu führen versucht, daß die Oktopoden von Vorfahren mit zehn gleich langen Armen abstammen und nicht auf eine Dibranchiatengruppe mit wohlentwickelten Tentakelarmen zurückgehen[1]).

P. Pelseneer vertritt dagegen den Standpunkt, daß die Oktopoden von tentakeltragenden Dibranchiaten abzuleiten sind und die Tentakel verloren haben[2]).

L. Dollo hat sich der letzteren Auffassung angeschlossen und betrachtet den Verlust der Tentakel bei den Oktopoden als eine Folgeerscheinung der kriechenden, benthonischen Lebensweise der Oktopoden[3]):

„S'ils sortent directement des Decapodes isopodes, on ne voit pas pourquoi ils n'auraient pas pu effectuer cette Reptation avec 10 Bras egaux aussi bien qu'avec 8."

Dieses Argument ist durchaus zutreffend, beruht aber auf der Voraussetzung, daß eine höhere Armzahl bei den Dibranchiaten unbedingt als ein primäres, eine geringere dagegen als ein sekundäres Merkmal zu betrachten ist.

Wir haben gesehen, daß diese Voraussetzung weder für die Belemniten, noch für die Oegopsiden und Myopsiden zutrifft und es erscheint dadurch auch die Frage nach der Herkunft der Oktopoden in ein anderes Licht gerückt.

Betrachten wir nun die ältesten Stadien, die von Octopusembryonen bekannt sind, so zeigt sich, daß schon in der ersten Anlage der Arme vier Paare auftreten.

Durch dieses Verhalten unterscheidet sich somit Octopus durchgreifend von den zehnarmigen Oegopsiden und Myopsiden.

---

1) J. Brock: Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden. Morphologisches Jahrbuch 1880, Bd. XI, p. 280.

2) P. Pelseneer: Mollusca. A Treatise on Zoology, edited by E. Ray Lankester, Vol. V, p. 331. London 1906.

3) L. Dollo: Les Cephalopodes etc., l. c., p. 114.

Die schon in frühen Embryonalstadien auftretende Vierzahl der Armpaare kann auf verschiedene Ursachen zurückgehen; es könnte sich möglicherweise um eine „Fälschung“ der phylogenetischen Entwicklung wie in der Ontogenie des Pferdes handeln; es wäre möglich, daß in diesem Falle die bei den Ahnen vorhanden gewesenen Tentakeln aus der ontogenetischen Entwicklung von Octopus ebenso verschwunden wären, wie die im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der Equiden verloren gegangenen Seitenzehen, die in der Ontogenie des Pferdes nicht mehr erscheinen; es wäre aber auch die zweite Möglichkeit denkbar, daß die Oktopoden von Dibranchiaten mit zehn gleichmäßig entwickelten Armen abstammen und eines derselben verloren hätten und es ist schließlich auch möglich, daß die Oktopoden auf Vorfahren mit acht gleichmäßig entwickelten Armen zurückgehen, welche die schwimmende, pelagische Lebensweise mit einer reptanten, benthonischen vertauschten.

Die erste Annahme hat, wie ich glaube, die größte Wahrscheinlichkeit für sich. Wir sehen ja auch im Stamme der Oegopsiden in ganz verschiedenen Entwicklungsreihen die Tentakel verloren gehen, wie dies die lebenden Gattungen Grimalditeuthis, Chaunoteuthis, Octopodoteuthis, Taonius und Leachia zeigen. Dies ist, wie ich früher auseinandergesetzt habe, als eine Folgeerscheinung des Überganges von der makrophagen zur mikrophagen Nahrungsweise anzusehen und ist eine Begleiterscheinung der verminderten Eigenbewegung aller genannter Gattungen. Halten wir uns vor Augen, daß die globiforme Gestalt des Mantels, die für die meisten Oktopoden kennzeichnend ist und schon bei dem ältesten bekannten Oktopoden, Palaeoctopus Newboldi aus der oberen Kreide des Libanon auftritt, eine Anpassungserscheinung an das planktonische Leben, beziehungsweise eine Folgeerscheinung der Verminderung der Eigenbewegung überhaupt ist, so werden wir zu der Schlußfolgerung geführt, daß die Oktopoden von planktonischen Cephalopoden abstammen, die später zur reptanten, benthonischen Lebensweise übergegangen sind. Sekundär sind aus diesen Typen wieder nektonische Typen wie Cirroteuthis Muelleri hervorgegangen, und daß noch später neuerdings eine Rückkehr zur benthonischen Lebensweise bei einigen Formen eintrat, zeigt Opisthoteuthis depressa, wie L. Dollo nachgewiesen hat.

Die verschiedenen Angaben über die Achtzahl der Arme einzelner fossiler Dibranchiaten aus der Juraformation sind außerordentlich unsicher und für die Frage nach der Herkunft der Okto-

poden ohne Bedeutung. In den meisten Fällen hat sich bei genauerer Überprüfung ergeben, daß die Erhaltungszustände achtarmige Formen vorgetäuscht haben, wo in Wahrheit Tiere mit fünf Armpaaren in Frage kamen, wie neuerliche Untersuchungen über Ostracoteuthis (= Acanthoteuthis p. p. auct.) und Plesioteuthis prisca gezeigt haben.

Die paläobiologische Analyse der dibranchiaten Cephalopoden hat uns zwar außer den rein ethologischen Fragen auch über einige stammesgeschichtliche Probleme Klarheit gebracht, die bisher ungelöst gewesen sind, aber viele sind unbeantwortet geblieben und viele andere sind neu aufgetaucht, die zur Lösung noch nicht reif sind. Eine unerläßliche Vorbedingung für den erfolgreichen Ausbau der Cephalopodenforschung scheint mir in der Schaffung einer von Grund aus neu aufgebauten morphologischen Systematik der dibranchiaten Cephalopoden zu liegen, für welche hier nur wenige Richtlinien angedeutet werden konnten. Die Zeit ist vorüber, in der die Systematik der Belemniten auf den Verschiedenheiten in der Größe, Länge, Form und Furchenbildung des Rostrums beruhte und die ontogenetische Entwicklung des Innenskeletts keine oder nur untergeordnete Beachtung fand. Wenn die vielen Arten der fossilen Dibranchiaten nach den hier nur angedeuteten Richtungen näher untersucht sein werden, wird es vielleicht möglich sein, in die stammesgeschichtlichen Beziehungen zwischen den einzelnen Gruppen der Belemniten und der übrigen Dibranchiaten einen klareren Einblick zu gewinnen, als dies bei dem heutigen Zustande der Systematik der Fall sein kann.

Figurenverzeichnis.

Autorenregister.

Sachregister.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

Verlag von Gus

Die Süsswasserfauna Deutschlands.

Eine Exkursionsfauna.

Herausgegeben von Prof. Dr. **A. Brauer** (Berlin).

Heft 1: **Mammalia, Aves, Reptilia, Amphibia, Pisces.** Von P. Matschie (Berlin), A. Reichenow (Berlin), G. Tornier (Berlin), P. Pappenheim (Berlin). Mit 173 Abbildungen im Text. 1909. Preis: 5 Mark, geb. 5 Mark 50 Pf.

Heft 2A: **Diptera. Zweiflügler.** Von Dr. K. Grünberg (Berlin). I. Teil: **Diptera exkl. Tendipedidae (Chironomidae).** Mit 348 Abbildungen im Text. 1910. Preis: 6 Mark 50 Pf., geb. 7 Mark 20 Pf.

Heft 3/4: **Coleoptera.** Von Edmund Reitter (Paskau). Mit 101 Abbildungen im Text. 1909. Preis: 5 Mark, geb. 5 Mark 50 Pf.

Heft 5/6: **Trichoptera.** Von Georg Ulmer (Hamburg). Mit 467 Abbildungen im Text. 1909. Preis: 6 Mark 50 Pf., geb. 7 Mark 20 Pf.

Heft 7: **Collembola, Neuroptera, Hymenoptera, Rhynchota.** Von R. und H. Heymons (Berlin) und Th. Kuhlgatz (Danzig). Mit 111 Abbildungen im Text. 1909. Preis: 2 Mark 40 Pf., geb. 3 Mark.

Heft 8: **Ephemeridae, Plecoptera und Lepidoptera.** Von Fr. Klapálek (Karlin b. Prag) und K. Grünberg (Berlin). Mit 260 Abbildungen im Text. 1909. Preis: 4 Mark, geb. 4 Mark 50 Pf.

Heft 9: **Odonata.** Von F. Ris (Rheinau). Mit 79 Abbildungen im Text. 1909. Preis: 2 Mark, geb. 2 Mark 50 Pf.

Heft 10: **Phyllopoda.** Von L. Keilhack (Berlin). Mit 265 Abbildungen im Text. 1909. Preis: 3 Mark, geb. 3 Mark 50 Pf.

Heft 11: **Copepoda, Ostracoda, Malacostraca.** Von C. van Douwe (München), Eugen Neresheimer (Wien), V. Vávra (Prag), Ludwig Keilhack (Berlin). Mit 505 Abbild. im Text. 1909. Preis: 3 Mark 50 Pf., geb. 4 Mark.

Heft 12: **Araneae, Acarina und Tardigrada.** Von Friedrich Dahl (Berlin), F. Koenike (Bremen) und A. Brauer (Berlin). Mit 280 Abbildungen im Text. 1909. Preis: 4 M., geb. 4 M. 50 Pf.

Heft 13: **Oligochaeta und Hirudinea.** Von Prof. Dr. W. Michaelsen (Hamburg) und Dr. L. Johansson (Göteborg). Mit 144 Abbildungen im Text. 1909. Preis: 1 Mark 60 Pf., geb. 2 Mark.

Heft 14: **Rotatoria und Gastrotricha.** Von A. Collin (Berlin), H. Dieffenbach (Leipzig), R. Sachse (Leipzig) und M. Voigt (Oschatz). Mit 507 Abbildungen im Text. 1912. Preis: 7 Mark, geb. 7 Mark 60 Pf.

Heft 15: **Nematodes, Gordiidae und Mermithidae.** Von Dr. L. A. Jägerskiöld (Göteborg), Dr. von Linstow (Göttingen) und Dr. R. Hartmeyer (Berlin). Mit 155 Abb. i. Text. 1909. Preis: 1 Mark 80 Pf., geb. 2. Mark 20 Pf.

Heft 16: **Acanthocephali. — Register der Acanthocephalen und parasitischen Plattwürmer, geordnet nach ihren Wirten.** Bearbeitet von Max Lühe (Königsberg i. Pr.). Mit 87 Abb. i. Text. 1911. Preis: 3 Mark, geb. 3 Mark 50 Pf.

Heft 17: **Parasitische Plattwürmer. I: Trematodes.** Von Max Lühe (Königsberg). Mit 188 Abbildungen im Text. 1909. Preis: 5 Mark, geb. 5 Mark 50 Pf.

Heft 18: **Parasitische Plattwürmer. II: Cestodes.** Von Max Lühe (Königsberg). Mit 174 Abbildungen im Text. 1910. Preis: 4 Mark, geb. 4 Mark 50 Pf.

Heft 19: **Mollusca, Nemertini, Bryozoa, Turbellaria, Tricladida, Spongillidae, Hydrozoa.** Von Joh. Thiele (Berlin), R. Hartmeyer (Berlin), L. von Graff (Graz), L. Böhmig (Graz), W. Weltner (Berlin) und A. Brauer (Berlin). Mit 436 Abb. i. Text. 1909. Preis: 4 Mark, geb. 4 Mark 50 Pf.

Die „Süßwasserfauna Deutschlands" soll eine vollständige Exkursionsfauna der deutschen Binnengewässer darstellen. Jedes Heft ist zur bequemeren Benutzung auf Exkursionen in Taschenformat auf besonders dünnem (Baedeker-) Papier gedruckt und einzeln käuflich.

Zoologisches Zentralblatt 1910, Nr. 13/14:

Für den Gebrauch auf Exkursionen und im Laboratorium fehlte bisher ein alle Insektenordnungen umfassendes handliches Werk für die Bestimmung der Imagines und Entwicklungszustände. Die Namen der Bearbeiter der vorliegenden Heftchen bürgen von vornherein für den wissenschaftlichen Wert des Werkes und auch in praktischer Beziehung ist allen Anforderungen Genüge geleistet worden, indem die Bestimmungstabellen übersichtlich, die Diagnosen sehr ausführlich verfaßt sind. Eine große Menge im Text zerstreuter Abbildungen geben ein gutes Bild von dem ganzen Habitus, wie auch von den systematisch wichtigen Einzelheiten des Baues, namentlich von den sekundären Geschlechtsmerkmalen. . . . Der Preis der einzelnen Hefte ist allgemein zugänglich, die Ausstattung gut und bequem (Taschenformat).

ANT. KÄMPFE, JENA.